

Univerzita Karlova v Praze

Přírodovědecká fakulta

Katedra zoologie

Oddělení ekologie a etologie



Magisterská diplomová práce

**Růst a pohlavní dimorfismus u varana mangrovového
(*Varanus indicus*)**

Petra Frýdlová

Growth and sexual size dimorphism in mangrove-dwelling monitor
(*Varanus indicus*)

Vedoucí diplomové práce: Doc. RNDr. Daniel Frynta, PhD.

Praha, září 2009

Prohlašuji, že jsem diplomovou práci vypracovala samostatně s použitím citované literatury.

Petra Frýdlová

Poděkování

Ráda bych na tomto místě poděkovala Zoo Praha, jmenovitě Petru Velenskému a jeho ženě Nataše a Ivanu Rehákov, za rozmnožení varánků a poskytnutí do mojí péče. Dále děkuji Danielu Fryntovi, že svolil ubytovat je u něho doma a vynaložil mnoho prostředků na jejich výzkum. Zároveň mu také děkuji za dlouhé hodiny konzultací, počítání výsledků a sepisování manuskriptů. Bez jeho pomoci by tato práce nemohla vzniknout. Nakonec mu moc děkuji, že se s námi vydal až do daleké Indonésie a umožnil mi vidět místa, kde nádherní varani, ale i chřestýšovci žijí.

Dále bych chtěla poděkovat Olze Šimkové a Veronice Cikánové za velikou pomoc s vážením a měřením mých svěřenců a Jitce Láskové za podporu a povzbuzení ve chvílích krize a vyčerpání.

Mé poděkování patří i zahraničním vědcům a nadšencům pro varany, kteří mě velmi trpělivě zásobili literaturou, kterou nebylo možné v České republice sehnat, a to především těmto: Holger Preuschoft, Robert Mendyk, Hans-Georg Horn, Maren Gaulke, Wolfgang Böhme a Vivian de Buffrénil.

Mé největší díky však patří mému tatínkovi za celoživotní pomoc a podporu v tom, co mě baví a mému Petrovi za to, že vždy stál při mně ať bylo dobře či zle.

Obsah

1	ÚVOD.....	6
2	LITERÁRNÍ PŘEHLED	7
2.1	BIOLOGIE VARANŮ.....	7
2.1.1	Klasifikace	7
2.1.2	Biologie Varaninae.....	7
2.1.3	Velikost.....	8
2.1.4	Smysly.....	9
2.1.5	Chování.....	10
2.1.6	Rozmnožování	11
2.1.7	Determinace pohlaví	11
2.1.8	Biogeografie.....	13
2.1.9	Fylogeneze.....	14
2.1.10	Intelligence varanů.....	15
2.1.11	Varan mangrovový (<i>Varanus indicus</i>).....	16
2.2	SSD.....	19
2.2.1	Hypotézy vzniku SSD.....	19
2.2.1.1	Pohlavní výběr (Sexual selection)	19
2.2.1.1.1	Vnitropohlavní výběr (Intrasexual selection)	20
2.2.1.1.2	Mezipohlavní výběr (Intersexual selection)	21
2.2.1.2	Fekunditní selekce (Fecundity selection).....	21
2.2.1.3	Náklady na reprodukci (Costs of reproduction).....	22
2.2.1.4	Velikost	23
2.2.1.4.1	Velikost a pohlavní dimorfismus.....	24
2.2.1.5	Ekologické příčiny	25
3	MATERIÁL A METODIKA CHOVU.....	27
3.1	STUDOVANÝ DRUH.....	27
3.2	UBYTOVÁNÍ	27
3.3	POTRAVA A KRMENÍ	28
3.4	URČENÍ POHLAVÍ.....	28
4	MORFOMETRICKÉ ROZLIŠENÍ SAMCŮ OD SAMIC	31
4.1	ÚVOD	31
4.2	MATERIÁL A METODIKA	31
4.2.1	Měření	32
4.2.2	Statistika	35
4.3	VÝSLEDKY.....	35
4.3.1	Analýza hlavních komponent (PCA).....	35
4.3.2	Diskriminační analýza (DFA)	37

5	HMOTNOSTNÍ RŮSTOVÉ KŘIVKY.....	40
5.1	ÚVOD	40
5.2	MATERIÁL A METODIKA	41
5.2.1	<i>Vážení</i>	41
5.2.2	<i>Statistika</i>	41
5.3	VÝSLEDKY	42
6	POHLAVNÍ DOSPÍVÁNÍ VARANA MANGROVOVÉHO.....	51
6.1	ÚVOD	51
6.2	MATERIÁL A METODIKA	51
6.3	VÝSLEDKY	53
7	OBEČNÁ DISKUZE.....	56
8	ZÁVĚR.....	59
9	LITERATURA.....	60
10	PŘÍLOHY	72
10.1	PŘÍLOHA 1	72
10.1.1	<i>Rozměry na těle</i>	72
10.1.2	<i>Rozměry na hlavě</i>	74
10.2	PŘÍLOHA 2.....	77
	<i>Sexual size dimorphism in varanid lizards: confirming Rensch's rule</i>	78
10.3	PŘÍLOHA 3	105
	<i>Ontogeny of the sexual size dimorphism in monitor lizards: males grow for a longer period but not at a faster rate</i>	105

1 Úvod

Naskytla se mi neuvěřitelná možnost věnovat se během svého bakalářského a magisterského působení na vysoké škole studiu nádherných ještěřů, varanů mangrovových. Varani jsou zvířata, která mne odjakživa fascinovala. Tato možnost vznikla na základě spolupráce se Zoo Praha, kde byla tato zvířata pravidelně odchovávána.

Má práce měla za cíl sledovat ontogenezi těchto varanů, a to v několika aspektech. Základem bylo sledovat rychlost a dynamiku růstu a zaznamenat případné odlišnosti mezi samci a samicemi. Dále pomocí morfometrických metod nalézt kombinaci tělesných rozměrů, která by umožnila rozlišit pohlaví a bylo by ji případně možné pro tento účel univerzálně používat například při terénních studiích. Sledování ontogeneze dimorfismu jsem zároveň obohatila o pozorování chování, které mělo za cíl zjistit, kdy tato zvířata pohlavně dospívají.

Diplomová práce je doplněna v příloze přiloženým rukopisem, který vznikl na základě mé bakalářské práce (Příloha 2), která se zabývala evolucí pohlavní dvojtvárnosti u skupiny Varanoidea. Tato data byla během celého magisterského studia obohacována dalšími údaji o velikosti, life history a podobně, nalezenými v literatuře a následně sepsána do podoby článku, který jsme zaslali do redakce časopisu k recenznímu řízení. Zmíněná studie nám umožnila vhléd do této problematiky a pomohla pochopit základní obecné zákonitosti pohlavního dimorfismu u varanů.

Dále je v příloze přiložen manuskript další odeslané práce, jejíž výsledky jsou součástí diplomové práce (Příloha 3). Musím podotknout, že výsledky v diplomové práci jsou dílčí a sloužily jako pilotní studie pro následné zpracování do publikovatelné podoby, jež bude doufám dále probíhat během doktorského studia.

Konkrétní cíle:

- zjistit, zda a jak se samci tvarově odlišují od samic
- sledovat růst, porovnat, zda se liší růstová rychlost, trvání fáze intensivního růstu a konečná velikost, které mohou samci a samice dosáhnout
- zjistit, kdy během ontogeneze vzniká pohlavní dimorfismus
- zaznamenat, kdy zvířata pohlavně dospívají a zda se to nějak odráží v jejich růstu a chování

2 Literární přehled

2.1 Biologie varanů

2.1.1 Klasifikace

Tradičně taxon Varanoidea zahrnoval skupinu Helodermatidae a jim sesterskou skupinu Varanidae. Nověji je tento tradiční přístup zpochybněn a skupina Helodermatidae již není sesterskou skupinou varanů, nýbrž je řazena vedle skupiny Anguidae. Sesterskou skupinou Varanidae je nově skupina Shinisauridae (Fry et al. 2006; Kumazawa 2007; Vidal & Hedges 2009). Skupina Varanidae zahrnuje dva taxony Lanthanotinae a Varaninae. Varaninae obsahují pouze jeden rod *Varanus*, který zahrnuje devět podrodů (Zug et al. 2000).

2.1.2 Biologie Varaninae

V porovnání s většinou ostatních plazů jsou varani relativně dost velcí. Jsou to lokomočně i smyslově velmi dobře vybavení predátoři. Mají výborný zrak i sluch. Ačkoliv jsou samozřejmě ektotermní, jejich velikost jim může udělovat jistý stupeň vnitřní homoiotermie. To jim umožňuje udržovat stabilnější a vyšší teplotu těla. Ale jejich velikost s sebou zároveň nese menší schopnost zbavovat se přebytečného tepla během teplejších období (Pianka et al. 2004). Dnes žijící varani se živí poměrně rozmanitou potravou zahrnující hmyz, korýše, plže, ryby, obojživelníky, plazi, ptáky, jejich vejce a samozřejmě i savce (Pianka et al. 2004). K extrémní strategii došli *V. olivaceus* (Auffenberg 1988) a *V. mabitang* (Pianka et al. 2004) živící se určitou část sezony plody pandánů. K typu potravy mají varani také adekvátně přizpůsobenou trávicí soustavu (*V. komodoensis* – obrovský žaludek, krátké střevo – typické pro masožravce či mrchožrouta vs. *V. olivaceus* žere kontinuálněji a je částečně býložravý – malý žaludek a velmi dlouhé střevo). Tato skupina patří mezi evolučně velmi úspěšné plazy. K tomu pravděpodobně přispěl i fakt, že mají v porovnání s ostatními rychlejší metabolismus (Bartholomew & Tucker 1964). Během aktivity může jejich rychlost metabolismu dosáhnout až bazální úrovně savců, protože krev neztrácí tak rychle schopnost přenášet kyslík a mají poměrně dokonalé plíce s velkým objemem a vnitřním povrchem (Bennett 1973). Proto mohou být varani více aktivní a neunaví se tak rychle jako ostatní plazi stejné velikosti. Jejich krční obratle jsou také protažené, to způsobuje větší délku krku, a tedy možnost získání většího objemu vzduchu při nádechu. Varani využívají pro nádech tzv. jícnovou pumpu místo rozpínání hrudního koše používané ostatními plazy (Owerkowicz et al. 1999).

Varani obsadili široké spektrum biotopů od pouští, přes savany, husté lesy až po mangrovové močály. Vyskytují se zde druhy akvatické, semiakvatické, terestrické, semiarboreální až plně arboreální (Pianka et al. 2004).

2.1.3 Velikost

Velikost těla je jeden z prvních údajů, který se dovíme o daném druhu. Je tedy jedním z nejdůležitějších a nejlépe pozorovatelných znaků (Peters 1983 ex Gould 2004) a pro pohlavní dimorfismus hlavní veličinou. Velikost těla má veliký vliv na celkovou biologii organismu (Schmidt-Nielsen 1984). Varani jsou morfologicky extrémně konzervativní skupina. Je zde i velká podobnost jejich ekologie (Shine 1986). Obecně jsou všechny druhy, kromě frugivorních druhů *V. olivaceus* (Auffenberg 1988) a *V. mabitang* (Pianka et al. 2004), aktivními predátory a živí se převážně stejnou potravou (Losos & Green 1988). Také jejich reprodukční cykly se příliš neliší v načasování (King & Green 1979). Avšak navzdory těmto podobnostem, vykazují varani velkou variabilitu ve velikosti těla (Pianka 1995) od 100 mm u nejmenšího druhu (*V. breviceauda*) až po neuvěřitelných 1540 mm u největšího (*V. komodoensis*; Bennett 1995). Mnoho fosilních nálezů varanů sdílí stejný stavební plán jako dnes žijící druhy, což svědčí o konzervatizmu této skupiny (Pianka 1995).

Velikost těla lze z mnoha teoretických důvodů jen velmi obtížně zjistit, je ovšem možné ji pracovně definovat pomocí hmotnosti či u plazů velmi často používaným rozměrem celkové délky těla, TOL (total length) - od rostra ke konci ocasu nebo SVL (snout - vent length) - od rostra ke kloace. Obvykle je hmotnost úzce korelovaná se SVL (Blob 2000). Ale hmotnost těla je zároveň velmi ovlivněna metabolismem, nutričními a reprodukčními faktory (Smith et al. 1995; Wikelski et al. 1997). Pro varany se používá častěji údaj SVL právě proto, že je mnohem méně ovlivnitelný kondicí zvířete.

Jaká velikost byla však u varanů ancestrální? Historicky byly navrženy dvě teorie. První navrhuje, že předek varanů byl malý (jako *Lanthanotus*) a během evoluce se některé druhy zvětšovaly, což je konzistentní s Copeovým pravidlem. Velký druh má méně predátorů a širší potravní spektrum. Druhá teorie tvrdí, že ancestrální druh byl spíše středně velký, u některých se vyvinul gigantismus (*Megalania prisca*, *Varanus komodoensis*), ostatní se zmenšovali (Pianka 1995).

Většina nalezených fosilií je více než 65 milionů let stará a odhad velikosti těchto tvorů (SVL > 1 m) svědčí pro druhou navrženou hypotézu, tedy že ancestrální byla středně veliká velikost. Proč ale pak následovala v Austrálii rozsáhlá adaptivní radiace malých forem varanů kladu Odatia? A proč se na zbylém území rozšíření varanů vyvinuly malé formy jen

jednou (*prasinus* komplex) (Pianka 1995)? Storr (1964) navrhuje, že varani dorazili na australský kontinent v době, kdy zde ještě nebyly obsazeny všechny niky karnivorů, tudíž na ně byl vyvíjen nižší predáční tlak a zároveň byla menší kompetice o zdroje potravy. Z toho ihned vyplývá otázka, co za predátory obývalo území, které následně obsadili varani. Australští varani se vyvíjeli vedle velkých vačnatých predátorů, jakým byl například d'ábel medvědovitý či vakovlk (Hecht 1975). Flannery (1993) tvrdí, že v Austrálii díky nízké a nepredikovatelné produktivitě mohli být zvýhodněni ektotermní karnivoři nad endotermními. Varani jsou dnes v Austrálii v mnohých oblastech jedinými velkými predátory (Bennett 1995). V Africe a Asii nedošlo k tak velké adaptivní radiaci, protože se zde nachází mnoho drobných savčích predátorů (Pianka 1995).

Fosilní nálezy silně podpořené fylogenetickou analýzou (Ast 2001) tedy svědčí pro středně veliké předky dnešních varanů (Gould & MacFadden 2004).

Thompson a Pianka (2001) zjistili, že velikost těla velmi ovlivňuje reprodukční strategii druhu, více než fylogeneze. Maximální SVL samice je pozitivně korelovaná s hmotností vejce, velikostí snůšky, hmotností snůšky, SVL a hmotností juvenilů. Velikost snůšky je u větších druhů relativně menší než u malých druhů.

U varanů se předpokládá neukončený růst. Zajímavou novinku v této oblasti přinesl výzkum de Buffrénil et al. (2004). Ti zkoumali epifyzy dlouhých kostí u 24 druhů varanů. Zjistili, že u malých druhů, hlavně z podrodu *Odatia* a skupiny *Prasinus* z podrodu *Euprepisaurus*, které již dorostli dospělé velikosti, splývají primární a sekundární osifikační centra. To ústí v konečné a nevratné ukončení růstu. Naproti tomu u velkých druhů k tomuto jevu nedochází a mají proto možnost růst po celý život. V následující studii de Buffrénil et al. (2008) se věnovali přítomnosti cévních kanálků v dlouhých kostech u 20 druhů varanů. Zjistili, že jejich přítomnost je závislá na velikosti zvířete. U všech druhů, které měly $SVL < 398$ mm tyto kanálky chyběly, zatímco u všech větších 460 mm SVL byly přítomny. Výskyt a denzita těchto kanálků je v zásadě závislá na velikosti zvířete, nikoliv na fylogenetické příbuznosti. Denzita cév odráží rychlost růstu kostí.

2.1.4 Smysly

Čich a chuť splývá u varanů v jedno a je pro ně tím nejdůležitějším smyslem. Hraje významnou roli v sociálním chování a ve shánění potravy. Jejich jazyk je mnohem více přizpůsobený k rozpoznání pachu než u ostatních plazů. Nejdůležitějším čichovým orgánem je párový Jacobsonův orgán umístěný blízko špičky rostra. Během aktivity varani neustále

vystřkují svůj dlouhý rozeklaný jazyk a nabírají na něj molekuly pachu ze vzduchu, které pak přenášejí k Jacobsonovu orgánu (Smith 1986).

Zrak je u varanů také velmi dobře vyvinutý. Používají ho jednak pro hledání potravy, k detekci predátora a také v sociálním chování ke komunikaci pomocí postojů, čímž dávají najevo svůj sociální status. Oči jsou umístěny po straně hlavy, oční bulva nemůže rotovat, takže varani musí otáčet celou hlavou, aby se mohli podívat okolo. Na rozdíl od hadů mají varani oční víčka a k tomu ještě tenkou ochrannou blanku, která se pohybuje velmi rychle horizontálně přes oko (Bennett 1995). Varani nejsou schopni vidět za tmy, proto je většina aktivity vyhrazena na den. Výjimku tvoří teplé, měsícem ozářené noci, kdy mohou varani výjimečně vyrazit za potravou (Auffenberg 1981a).

Sluch není pro varany příliš důležitým smyslem. Uši nejsou moc dobře vyvinuty, a tak ačkoliv varani slyší, nezdá se, že by se na tento smysl příliš spoléhali při lovu či při komunikaci s ostatními. I přes to vydávají varani zvuky, jako je syčení či jakési kašlání (Bennett 1995).

Varani reagují na hmatové podněty. Dotyk využívají při soubojích či při námluvách, jsou to tedy důležité stimuly pro jejich sociální chování (Bennett 1995).

2.1.5 Chování

Varani nejsou sociální zvířata. K jejich shromáždění dochází jen z důvodu nějakého zdroje, ať už je představován potravou, vodou či reprodukčním partnerem (Bennett 1995). Existuje zde výjimka, kdy *V. exanthematicus* může žít v koloniích (Pianka et al. 2004). Obvykle se ale tedy pohybují samostatně a často se sobě i navzájem vyhýbají. Změna nastává jen během reprodukčního období. Nejsou teritoriální, pohybují se ve svém home range, které je často tak velké, že ani nemají příležitost se s někým potkat (Bennett 1995).

Velmi zajímavý je výskyt rituálních soubojů, kterými se zabývá většina velkých druhů varanů (*V. albigularis*, *V. bengalensis*, *V. dumerili*, *V. giganteus*, *V. gouldii*, *V. indicus*, *V. komodoensis*, *V. mertensi*, *V. niloticus*, *V. olivaceus*, *V. panoptes*, *V. salvadorii*, *V. salvator*, *V. spenceri* a *V. varius* a další) (King & Green 1999). Rituální souboje by mohly být jednou z příčin pohlavního dimorfismu. Větší samec má totiž větší šanci tento souboj vyhrát (McCoid & Hensley 1991; Horn et al. 1994) a následně si zvýšit svoji fitness. Nověji se však ukazuje, že se rituálním soubojům věnují i malé druhy ze skupin *Prasinus* a *Odatria* (Earley et al. 2002).

Samci při rituálním souboji stojí ve vzpřímené poloze na zadních nohou a opírají se o ocas, hrud' mají vzájemně přitlačenou k sobě a zápasí s předními nohama ovinutými kolem

soupeře. Takto v objetí se samci přetlačují a snaží se druhého zbavit rovnováhy. Mnohdy skončí oba na zemi a pokračují v souboji. Vzájemně zaklesnutí jakoby válí sudy. Pak někdy, ne však u všech druhů, vítěz kousne poraženého (Thompson et al. 1992). Někdy se vyskytuje podobný souboj mezi samicemi, důvodem může být zdroj potravy či například místo na vyhřívání. Odlišné souboje se vyvinuly u menších australských druhů varanů podrodu *Odatria*. Během tohoto rituálního souboje mají k sobě přitisknutou nejen hrud', ale i břicha. Objímají se vzájemně i předními končetinami a ocasy mají propletené. Nestojí proti sobě na zadních nohou, nýbrž rovnou válejí sudy po zemi. Opět někdy může vítěz kousnout poraženého (Murphy & Mitchell 1974; Thompson et al. 1992).

2.1.6 Rozmnožování

Všechny druhy varanů kladou vajíčka. Frekvence kladení závisí primárně na podnebí, ve kterém žijí. U většiny druhů se páření a kladení vajec objevuje jen během několika měsíců roku, avšak u tropických druhů může být velmi prodlouženo (Horn & Visser 1991). Velmi zajímavý je výskyt partenogeneze, který byl prokázán u *V. panoptes* (Lenk et al. 2005) a *V. komodoensis* (Watts et al. 2006). Samice musí na rozdíl od samce vynaložit obrovské množství energie na produkci vajíček. Proto jsou samice často méně aktivní, rostou pomaleji a dosahují menších velikostí (Bennett 1995). Vajíčka jsou kožovitá a velmi náchylná k vysychání. Proto musí být kladena do hnízda, které jim poskytne nutné teplo a vlhkost. Hnízda varanů jsou velmi dobře ukryta. Samice věnuje hodně času jeho hledání a dokonce je odhodlaná o něj bojovat s ostatními samicemi. Po nakladení mohou hnízdo ještě pár dní hlídat. U několika druhů jsou vejce kladena do aktivního termitiště, což je pro vajíčka výborný inkubátor. Z dosud neznámých důvodů termity vajíčka nezničí (Bennett 1995).

2.1.7 Determinace pohlaví

Varani jsou svým vzhledem monomorfní, to znamená, že je problém rozeznat u nich pohlaví (Pianka et al. 2004). Tento fakt se zdá být velkým problémem, protože pro studium pohlavního dimorfismu je nutné mít možnost spolehlivě a mnohdy rychle a v terénu určit pohlaví. Existuje několik více či méně úspěšných praktik, a to relativní velikost hlavy, palpce za kloakou, počet šupin za kloakou, laterální postanální šupiny, sondování, etologické pozorování, analýza hladiny hormonů, ultrazvuk, endoskopie, rentgen a nejlépe kombinace více metod (Pianka et al. 2004).

- Velikost hlavy - samci by měli být rozeznatelní díky větší šířce a mohutnosti hlavy. Tato technika není příliš spolehlivá a vyžaduje velice zkušeného pozorovatele (Pianka et al. 2004).
- Palpace - při stisknutí ventrální oblasti těsně za kloakou by mělo dojít k everzi hemipenisů u samců. Tato technika u jiných plazů často a úspěšně využívána v tomto případě také není příliš spolehlivá, protože u některých druhů vůbec nedochází k everzi, u jiných převážně akvatických a semiakvatických druhů jsou v oblasti palpace velmi silné svaly zabraňující vyvinutí potřebného tlaku pro everzi hemipenisů (Mayes et al. 2005). K vychlípění hemipenisů dochází také často při vyrušení, uchopení či při vyměšování. Bohužel je zde možná záměna s „hemiklitoris“, které popsal Böhme (1995). Já jsem se sledováním everze hemipenisů snažila určit pohlaví u varana mangrovového v době, kdy jsme neměli jinou možnost, jak pohlaví určit (Obr. 4 a Obr. 5 v kapitole Materiál a metodika chovu). Následné ověření pomocí ultrazvuku potvrdilo poměrně velkou úspěšnost této metody (Obr. 6 a Obr. 7 v kapitole Materiál a metodika chovu). Avšak musím upozornit, že sledování probíhalo velmi dlouho a docházelo k němu při každé manipulaci se zvířetem, takže bylo mnoho příležitostí toto chování zaznamenat. Při jednorázovém uchopení zvířete bych se na tuto metodu nespolehala, protože závisí na momentálním vyladění zvířete.
- Počet šupin za kloakou - u druhu *V. bengalensis* byl objeven vztah mezi pohlavím a počtem šupin za kloakou. Tato metoda ovšem také nebyla příliš spolehlivá (Auffenberg 1981b).
- Laterální postnanální šupiny - u některých druhů byly objeveny u samců unikátní šupiny viditelné z laterální strany na bázi ocasu. Tento znak je však velmi variabilní a vyskytuje se jen u pár druhů (*V. tristis*, *V. storri*) (Flugi 1990).
- Sondování - podle hloubky váčků hemipenisů a hemiklitorisů není určování pohlaví u varanů příliš spolehlivé (Horn & Visser 1988), což je zajímavé, protože tato metoda je velmi úspěšně používána u fylogeneticky blízkých hadů. Tuto metodu jsme zkoušeli u varanů mangrovových, avšak bez úspěchu. Sonda šla u obou pohlaví zastrčit stejně hluboko.
- Etologické pozorování - tuto metodu může použít pouze velmi zkušený chovatel. Obecně samice chované v lidské péči bývají více plaché než samci, samci mnohdy ihned po nabídnutí přijímají potravu (Pianka et al. 2004). Během tří let chovu varanů mangrovových jsem se naučila přibližně rozpoznávat chování jednotlivých pohlaví. Zároveň bylo také možné dle chování rozpoznat některé jedince. Mohu potvrdit, že

samice jsou opravdu plašší, avšak vždy záleží na povaze zvířete. Je zajímavé, jak moc se mohou jednotlivá zvířata lišit svým chováním, ačkoliv byla chována v identických podmínkách a bylo s nimi stejně zacházeno.

- Analýza hladiny hormonů - tato metoda využívá měření hladiny hormonů, a to testosteronu a estrogenu v krevní plasmě. Nelze ji tedy běžně využít v terénu a u hodně malých zvířat, protože je potřeba odebrat krev. Byla zatím experimentálně používána jen u velkých druhů varanů například *V. komodoensis* (Judd et al. 1977) či *V. mertensi*. Tato metoda může být v kombinaci s použitím dalších poměrně velmi úspěšná (Mayes et al. 2005).
- Ultrazvuk - touto metodou lze vyšetřit nejen vnitřní orgány varanů, ale zjistit také přítomnost folikulů a vajíček u samic. Výhodou je, že je neinvazivní a může být prováděna opakovaně. Lze ji však použít až u pohlavně dospělých zvířat, kde se zdá být spolehlivá. Byla již vyzkoušena u mnoha druhů varanů, např. u *V. indicus* (Schildger 1992), *V. dumerilii*, *V. exanthematicus* atd. (Schildger et al. 1999).
- Endoskopie - na rozdíl od předchozí metody je tato invazivní a zvíře při ní musí být v anestezii. Přesto je dnes velmi vyhledávaným způsobem určení pohlaví nejen u varanů. Nespornou výhodou je, že ji lze použít i na nedospělá zvířata. Byla úspěšně použita u velkého počtu druhů např. *V. acanthurus*, *V. gilleni*, *V. prasinus* atd. (Schildger et al. 1999).
- Rentgen - touto neinvazivní metodou lze identifikovat semiadultní a adultní samce varanů. Na rentgenovém snímku se u samců objeví mineralizované kůstky hemipenisů. Touto metodou bylo úspěšně určeno pohlaví u *V. prasinus*, *V. komodoensis*, *V. doreanus* a *V. varius* (Pianka et al. 2004). Nevýhodou této metody je, že není použitelná pro identifikaci pohlaví u mláďat, protože k osifikaci dochází až v určitém věku. Touto metodou lze zachytit i kalcifikovaná vajíčka u samic (Schildger et al. 1999).

Problematika určení pohlaví u varanů je tedy poměrně značná. Jasnými a až na výjimky exaktními metodami se ve výsledku jeví ultrazvuk a endoskopie. Mayes et al. (2005) doporučuje vždy kombinovat možné dostupné techniky pro úspěšné určení pohlaví.

2.1.8 Biogeografie

V současné době existují dvě teorie o původu varanů. Jedna z nich předpokládá, že se poprvé objevili v Laurasii a odtud se rozšířili do Afriky a Austrálie (Hoffstetter 1968). Druhá naopak vychází z toho, že varani jsou gondwanského původu a odtud se rozšířili do ostatních oblastí (King et al. 1991).

Mnoho let byla přijímána pouze teorie o původu z Laurasie, kde se varani objevili přibližně před 65 miliony lety (Hoffstetter 1968). Odtud pak pronikli během pozdního terciéru do Afriky (Branch 1982) a Austrálie (Cogger 1981). Tuto teorii podporují nejstarší fosilní nálezy ze Severní Ameriky, Evropy a Mongolska a zároveň fakt, že v Eurasii se vyskytuje nejvíce podrodů (Hecht 1975). Gondwanský původ byl zanedbávaný, protože se varani vůbec nevyskytují v Jižní Americe.

Na základě pokusů s fixací mikrokomplementu byla navržena teorie gondwanského původu. Bylo zjištěno, že australští varani jsou přinejmenším difyletičtí. Proto se jeví jednodušší gondwanský původ než dvojí invaze z Asie. Zároveň se v Austrálii vyskytuje nejvyšší počet druhů varanů (King et al. 1991). Toto je však v rozporu s fylogenetickým stromem.

Na základě nových fylogenetických poznatků spojených s poznatky z paleontologie dnes převažuje názor, že taxon Varaninae má své kořeny ve starém světě, tedy že vznikl před více než 65 miliony let v Laurasii a následně se rozšířil do Afriky a Austrálie, na kontinenty gondwanského původu (Fuller et al. 1998).

Varani se dnes vyskytují v Africe (africké druhy); centrální a jižní Asii, na malajských a indonéských ostrovech (indoasijské druhy); na Papuy Nové Guiney a v Austrálii (indoaustalské druhy). Tomuto zoogeografickému rozšíření odpovídají fylogenetické vztahy této skupiny (Pianka et al. 2004).

2.1.9 Fylogeneze

Mnoho let se vědci pokoušeli různými způsoby zjistit vývoj a historii tohoto taxonu. Již v roce 1942 navrhl R. Mertens taxonomii této skupiny. V roce 1975 byl zkoumán karyotyp (King & King 1975). Morfologií samčích pohlavních orgánů se zabýval jako první v roce 1982 Branch. Po něm následovali Böhme (1988) a Card & Kluge (1995). Ekologické a fyziologické charakteristiky porovnával Losos & Green (1988). Na základě morfologie plíc se pokoušel zjistit příbuznost varanů Becker (1991). Fixací mikrokomplementu se zabýval Baverstock et al. (1993) a Fuller et al. (1998). Všechny tyto studie se však nakonec lišily svými závěry a nebylo dosaženo žádného konečného konsenzu.

Až v roce 2001 díky výzkumu Jennifer Ast byly konečně objasněny vztahy v tomto taxonu, a to na základě sekvenace tRNA. V molekulárních studiích se pokračuje i nadále (Fitch et al. 2006; Ziegler et al. 2007).

Rod *Varanus* je s velikou pravděpodobností monofyletický. Byla zjištěna blízká příbuznost rodu *Varanus* a *Lanthanotus*. Uvnitř rodu *Varanus* jsou jasně vymezené tři hlavní

linie: africká, indoasijská a indoaustralská. Africké druhy jsou sesterské zbylým dvěma skupinám. Indoasijská skupina je sesterská indoaustralskému kladu. Indoasijská skupina pravděpodobně není monofyletická. Obsahuje dvě rozdílné skupiny. První skupina zahrnuje dvě ekologicky rozdílné skupiny, a to terestrické, komplex *bengalensis* a vodní, komplex *salvator*. Druhá skupina vyčleňuje zvlášť herbivorní druh, komplex *olivaceus* a k němu dvě sesterské skupiny, arboreální, komplex *prasinus* a mangrovové, komplex *indicus*. Komplex *indicus* tvoří jasně odlišenou linii obsahující druhy, které byly dříve považovány za poddruhy *indicus*. Silnou podporu má hypotéza, že indoaustralská skupina je jediná linie, uvnitř které jsou rozeznatelné tři hlavní klady. *V. varius* vyskytující se ve východní Austrálii není blízce příbuzný velkým australským druhům. Naopak má blíže ke kladu obsahujícímu *V. komodoensis* a *V. salvadorii*. Tento komplex je sesterský australským endemitům, komplexu *gouldii* a malým druhům podrodu *Odatia* (Ast 2001).

Taxon Varanidae obsahuje endemita z Bornea, *Lanthanotus borneensis*; a skupinu varanů Varaninae ze starého světa (Zug et al. 2000). Dnes je rozeznáváno 71 druhů varanů a na základě molekulárních studií mitochondriální 16S rRNA jsou nadále popisovány nové druhy (Ziegler et al. 2007; Koch et al. 2009).

2.1.10 Intelligence varanů

Zdá se, že varani jsou velmi inteligentní skupina plazů, u kterých byl zjištěn velmi pokročilý způsob chování. Varani jsou schopni svoji kořist přepadat na místo pronásledování, odnést si svůj úlovek na bezpečné místo a tam jej pozřít na rozdíl od nebezpečného hltání přímo na místě ulovení. *Varanus komodoensis* dokáže rozpoznat svého chovatele. Zajímavá je i výborná prostorová paměť varanů. Například samička *Varanus varius* klade vajíčka do aktivního hnízda termitů. Přibližně za devět měsíců se vrací k tomuto hnízdu osvobodit svá mláďata. Toto vyžaduje nejen prostorovou paměť, ale i schopnost vnímat čas. Byla zjištěna i speciální technika lovu. Například u semiakvatického *Varanus mertensi* se vyvinula schopnost využít těla a ocasu k nahánění hejna rybek do mělké vody, kde je pak lépe pochyťat (Sweet & Pianka 2003).

V. niloticus dokáží kooperovat při získávání potravy. Jeden varan odláká samici krokodýla, která hlídá hnízdo s vajíčky. Mezi tím druhý varan toto hnízdo vybere. Poté se vystřídají (King & Green 1999).

Pianka & Vitt (2003) popisují pokus Johna Phillipse, který byl prováděn s *V. albigularis*. Zjistil, že tento varan dokáže počítat do šesti. Tyto varany učili chodit po místnosti a jíst hlemýžďe. Pokaždé měl daný jedinec v místnosti stejný počet kořisti. Po

několika opakováních byl počet nabídnutých hlemýžďů pozměněn. Pokud byl počet hlemýžďů, na které byl varan trénovaný, 6 a méně a varan pak dostal v pozměněném množství hlemýžďů méně, působil při změně překvapeně a pokračoval v prohledávání místnosti. Toto by naznačovalo, že opravdu dokáže rozpoznat množství, které má naučené hledat, ovšem jen do šesti položek. Tato schopnost počítat se mohla vyvinout v souvislosti s procházením hnízd savců a ptáků, protože průměrná velikost snůšky či vrhu by se mohla pohybovat kolem šesti (Pianka & Vitt 2003 ex Manrod et al. 2008).

Tyto skutečnosti pravděpodobně inspirovaly americké vědce k provedení jednoduchého behaviorálního testu učení u *V. a. albigularis* (Manrod et al. 2008). Testovali 8 juvenilních jedinců varana bělohřdlého (stáří 6-7 měsíců) ze zoo v Dallasu, přímo v jejich domovských teráriích. V týdenních intervalech po dobu 3 týdnů jim nabídli průhledný tubus s otvory. V tubusu byla kořist (3-4 myšátka skákavky). Varani se měli naučit, jak se dostat k potravě, kterou mohli vidět a cítit, a to pootočením tubusem a otevřením dvířek. Odklápěcí dvířka bylo potřeba otevřít odklopením pomocí drápů předních končetin či čenichem a nebo rotací správným směrem a využitím gravitace. Dále vstrčit hlavu do otvoru. Tam už byla kořist dostupná. Všechny osm varanů se naučilo ke kořisti dostat při prvním pokusu do deseti minut. Při druhém pokusu se nápadně snížily neefektivní pokusy dostat se ke kořisti pomocí třesení tubusem v tlamě apod. Zároveň se signifikantně zkrátila doba příchodu k tubusu a získání kořisti (Manrod et al. 2008).

Zdá se, že ne nadarmo jsou varani považováni za nejinteligentnější šupinaté plazy.

2.1.11 Varan mangrovový (*Varanus indicus*)

Varan mangrovový byl popsán v roce 1802 (Daudin, 1802). Nyní je považován za druhový komplex – skupina *V. indicus* v podrodu *Euprepriosaurus* (Böhme 1988; Ziegler & Böhme 1997). V posledních patnácti letech bylo rozpoznáno mnoho kryptických druhů varana mangrovového. Nyní tento komplex obsahuje 12 popsanych druhů: *V.indicus*, *V.doreanus*, *V.jobiensis*, *V.finschi*, *V.melinus*, *V.yuwonoi*, *V.caerulivirens*, *V.cerambonensis*, *V.juxtindicus*, *V.zugorum*, *V.rainierguentheri* a *V.lirungensis*. Tyto druhy byly definovány na základě morfologických a molekulárních dat (Koch et al. 2009).

Varan mangrovový se vyskytuje od Moluckých ostrovů, přes Novou Guineu, Šalamounské a Marshallovi ostrovy až k severní části Austrálie (Ziegler et al. 2007) (Obr. 1).



Obr. 1. Rozšíření varana mangrovového (*Varanus indicus*)

Patří ke středně velkým varanům dorůstajícím celkové délky až 1,5 m. Samci jsou nápadně větším pohlavím. Je to denní ještěr preferující habitat mangrovů (Philipp 1999). Obvykle se vyskytuje blízko vody, kde se při vyrušení schovává. Je výborný plavec, k čemuž má přizpůsobený i ocas, který je laterálně zploštělý. Jeho organismus je dobře adaptovaný na slanou vodu. Mohutnými drápy je dobře přizpůsoben i k lezení na stromech. Dále se zdržuje v lesích, nevadí mu ani lidské usedlosti (Böhme et al. 1994). Jeho dieta se skládá jak z bezobratlých tak obratlovců, nepohrdne ani odpadky (McCoid & Witteman 1993).

Na ostrově Guam v souostroví Mariany byla sledována jejich reprodukční aktivita. Samci zde dosahovali pohlavní dospělosti při SVL (snout-vent length – délka od rostra ke kloace) 32 cm, samice při 27,5 cm (Wikramanayake & Dryden 1988). Obě pohlaví jsou přibližně stejně početná. Poměr samců k samicím je 1,3. U samců jsou zralé spermie k dispozici po celý rok, stejně tak i tukové zásoby se během období sucha a dešťů příliš neliší. Samci využívají tukové zásoby na chování spojené s reprodukcí spíše než na spermatogenezi. U samic se hmotnost vaječníků zvětšovala během období sucha a tukové zásoby se zvětšovaly uprostřed a koncem období dešťů. Z těchto fyziologických cyklů se zdá, že se rozmnožují během období sucha a mláďata se líhnou během období dešťů, kdy je hojná nabídka potravy (Wikramanayake & Dryden 1988).

Naproti tomu jiná studie uvádí, že rozmnožovací chování není vyhrazeno jen na období sucha (McCoid & Hensley 1991). Tomu by odpovídal i fakt, že na Nové Guiney se čerstvá mláďata vyskytují po celý rok (Brandenburg 1983). V Zoo Praha, kde byl tento varan dlouho chován, kladla samice během celého roku opakovaně snůšky vajec v intervalu přibližně 2 měsíců (Velenský, osobní sdělení). Průměrná velikost snůšky je deset vajec (McCoid 1993).

Během námluv dochází k rituálním soubojům samců (McCoid & Hensley 1991). Větší samec je ve výhodě. Během epigamního chování se samec tře bradou o hlavu a přední část těla samice a intenzívně vyplazuje jazyk. Zadníma nohama se snaží samici stimulovat, aby zvedla bázi ocasu a mohlo dojít ke kopulaci. Samec si samici monopolizuje a opakovaně se s ní páří (McCoid & Hensley 1991).

Další studie tohoto varana se zaměřila na pokles početnosti na ostrově Guam. Příčinami může být urbanizace, zvýšený motorismus, zabíjení zemědělci, protože jim varani chytají slepice, dále jsou využíváni jako tradiční zdroj potravy. V neposlední míře k poklesu přispívá i zavlečení nepůvodních druhů jako je *Boiga irregularis*, která se těmito varany živí. Největší zásluhu na poklesu varanů má nejspíš neblaze proslulá ropucha obrovská (*Bufo marinus*). Varani ji s chutí konzumují a záhy hynou na otravu. Zdivočelí psi, kočky a prasata se přemnožují a devastují zde místní faunu (McCoid et al. 1994).

Na severu Austrálie byla studována fyziologie tohoto varana. Tito varani jsou aktivní po celý rok, ale v období sucha mírně snižují svoji aktivitu. Během celého roku aktivně termoregulují, ale plně nevyužívají dostupné teplotní zdroje. Oproti jiným druhům varanů je jejich preferovaná denní teplota nižší, pohybuje se okolo 31 °C (Smith et al. 2008).

2.2 SSD

Pohlavní dimorfismus nebyl v rámci skupiny Varaninae nikdy příliš studován. Možná proto, že není u této skupiny tak zřetelně nápadný jako například u hadů. Prameny se omezují na zmínky, že samci dorůstají větší velikosti či mají větší velikost hlavy. Většina prací vychází z jednorázového odchyty a změření zvířat v přírodě. Tyto údaje však nedokumentují ontogenezi zvířete, která by mohla poskytnout důležité informace o době a příčině vzniku pohlavní dvojtvárnosti.

Pohlavní dimorfismus je vlastnost organismů, která naznačuje, že samec se odlišuje od samice v nějakém znaku. Tím znakem může být typicky velikost (sexual size dimorphism – SSD neboli pohlavní dimorfismus ve velikosti). Velikostí se může myslet hmotnost, délka těla či velikost nějaké jeho části. Dalším znakem může být zbarvení (pohlavní dichromatismus) či přítomnost nějakého speciálního útvaru na těle jednoho pohlaví. Samozřejmě se liší i pohlavím a pohlavními orgány jedince.

Pohlavní dimorfismus ve velikosti je poměrně dobře měřitelná veličina. V živočišné říši je obvykle větším pohlavím samice, hlavně u bezobratlých a ektotermních organismů. U ptáků a savců bývá obvykle větší samec (Abouheif & Fairbairn 1997). Mnohem hůře se však zjišťuje, co SSD způsobuje. Existuje již mnoho teorií o vzniku a příčinách SSD. Zatím však není žádná teze, která by dokázala univerzálně vysvětlit všechny případy jeho výskytu. Je vůbec zvláštní, že pohlavní dimorfismus existuje. Samec a samice jsou totiž produktem téměř identického genomu, rozdíly jsou jen na pohlavním chromozomu. Křížením těchto dvou organismů mezi sebou by se po čase měly ztratit všechny rozdílné znaky. Toto se ovšem neděje. Pohlavní dimorfismus tedy musí být pro organismy nějak prospěšný a za tím účelem je udržován.

2.2.1 Hypotézy vzniku SSD

2.2.1.1 Pohlavní výběr (Sexual selection)

Teorie pohlavního výběru vychází z rozdílnosti v úspěchu v páření. Zatímco samčí fitness (relativní počet potomků) závisí na počtu získaných samic k oplodnění, samičí fitness je závislá na tom, kolik vyprodukuje vajíček (Trivers 2002). Může se vyskytovat jako vnitropohlavní výběr (intrasexual selection) (například soutěž mezi členy stejného pohlaví o přístup k opačnému pohlaví) či jako mezipohlavní výběr (intersexual selection) (vztahuje se ke znakům, které jedno pohlaví obecně preferuje u druhého) (Cox et al. 2003). S pohlavním

výběrem však může být někdy v rozporu přirozený výběr. Ten totiž podporuje ty organismy, jež mají schopnosti, které zvýší relativní počet přežívajících a rozmnožujících se potomků v porovnání s ostatními v populaci (Darwin 1859). Naproti tomu pohlavní výběr umožňuje selektovat znaky, které jsou pro rozmnožování výhodné, mohou však být velmi energeticky náročné a dokonce snižovat životaschopnost jeho nositele (Owen-Smith 1993).

2.2.1.1.1 Vnitropohlavní výběr (*Intrasexual selection*)

Vnitropohlavní výběr se obvykle projevuje souboji samců o samici. V tomto případě bývá ve výhodě větší samec. Nejde však jen o výhodu ve velikosti těla. Může se to projevit i ve velikosti zbraní, kterými se bojuje, což může být hlava, zuby, rohy a podobně (Darwin 1871; Shine 1978). U varanů je tento jev popsán jako tzv. rituální souboje (viz. podkapitola Chování). Zde opravdu platí, že větší vyhrává. A ten kdo vyhraje získává i privilegium pářit se (Thompson et al. 1992).

U samic se předpokládá, že větší samice jsou schopné lépe kompetovat o limitované zdroje a dosáhnout díky tomu většího reprodukčního úspěchu, například přivést na svět větší počet mláďat (Ralls 1976).

Ačkoliv převažuje selekce velkých samců, ne vždy je výhodné být velký. Menší samci totiž mohou být hbitější a pohyblivější během námluv. Tento trend se vyskytuje například u anakondy velké. Páření zde probíhá tak, že se kolem jedné samice nashromáždí několik samců, kteří se navzájem tolerují. Samci se snaží najít kloaku samice a monopolizovat si ji. Zde je výhodnější být malý a hbitý i proto, že by jinak mohl být větší samec zaměněn za samici, což by mu páření jen ztěžovalo (Rivas & Burghardt 2001). U této anakondy samec dorůstá zřídka tří metrů. Naproti tomu samice může dorůst výjimečně až deseti metrů (Murphy & Henderson 1997).

Menší samci mohou být i hbitější během námluv a shánění partnerky, bránění teritoria a při shánění potravy pro mláďata, což vede ke zvýšení reprodukčního úspěchu (Banks & Thompson 1985; Neems et al. 1998). To však není případ varanů. Zde je buď velikost obou pohlaví stejná či je samec o trochu větší a robustnější (Pianka et al. 2004).

Podle mnoha autorů hraje vnitropohlavní výběr u plazů hlavní roli. Samčí velikost je obvykle korelovaná s mírou reprodukčního úspěchu jako je počet samic v teritoriu, počet kopulací či počet potomků (Ruby 1984; Anderson & Vitt 1990; Olsson 1992). Naproti tomu Cox et al. (2003) uvádí, že teritorialita a samčí agrese je sice korelována s pohlavním dimorfismem, vysvětluje ale pouze necelých 25 % jeho evolučních změn v rámci sesterských taxonů, které se liší v ohledu na teritorialitu a agresi. Vnitropohlavní výběr má vliv na

pohlavní dvojtvárnost u plazů, ale současná srovnávací data přináší pouze slabou podporu pro tuto hypotézu jako pro obecné vysvětlení pohlavního dimorfismu u této skupiny (Cox et al. 2003).

2.2.1.1.2 Mezipohlavní výběr (*Intersexual selection*)

V přírodě je mezipohlavní výběr v naprosté většině výběr samce samicí. Samice si obvykle vybírá větší samce (Cooper & Vitt 1993; Fairbairn 1997). U plazů byla jen zřídka zdokumentována samičí preference větších samců. Pokud je totiž samec teritoriální, samice si ho vybírá spíše než pro jeho velikost pro zdroje (místo k vyhřívání, kladení vajec apod.) , které chrání na svém teritoriu. Tato samice se pak už ani nemá šanci potkat s jinými samci a porovnávat, protože je její samec odežene (Tokarz 1995). Jinak je tomu u neteritoriálních plazů. U scinka *Eumeces laticeps* z jihovýchodu Spojených států bylo prokázáno, že si samice vybírají větší samce (Cooper & Vitt 1993). Stejně tak u neteritoriálního teiida *Ameiva plei* z Malých Antil samice preferují větší samce před malými (Censky 1997).

Druhá varianta, že by si samec vybíral samici, není obecně příliš častá (Blanckenhorn 2005). U plazů je znám případ, kdy si samec agamy *Ctenophorus ornatus* z Austrálie přednostně vybírá samici s jasněji zbarveným hrdlem, hrdlo pravděpodobně signalizuje receptivitu samice (LeBas & Marshall 2000). Samci užovky *Thamnophis sirtalis parietalis* žijících v Severní Americe alokují více energie do námluv větší tlustší samice než do menší a hubenější. Větší samice je v lepší kondici a predikuje samci šanci na větší počet potomků (Aleksiuk & Gregory 1974).

2.2.1.2 Fekunditní selekce (*Fecundity selection*)

Obecným předpokladem je, že větší samice je ve výhodě tím, že je schopná dosáhnout většího reprodukčního úspěchu, protože dokáže vyprodukovat více potomků (Darwin 1871). Zdá se, že pro funkčnost tohoto modelu musí platit jediná podmínka: plodnost, například velikost snůšky, se musí zvětšovat s velikostí samice. Tato podmínka obecně platí u většiny bezobratlých a ektotermních obratlovců (Tilley 1968; Ridley a Thompson 1979). Nejjednodušším vysvětlením je, že velká samice má uvnitř těla větší prostor na přenášení vajíček či embryí (Williams 1966 ex Shine 1988). U endotermních obratlovců je velikost snůšky či vrhu s velikostí samice méně korelovaná (Ralls 1976).

Podrobnějším rozbořem této hypotézy však byly objeveny vážné nedostatky a chyby (Shine 1988). V evoluci by se měl vyvíjet znak, který by podporoval co nejdelší dobu rozmnožování spíše než zvětšovat úspěch v jediné reprodukci. Existují tedy dvě strategie,

rozmnožování odložit a dorůst do větší velikosti, kde je pak výhoda větší velikosti snůšky, anebo se začít rozmnožovat co nejmladší a mít za život co nejvíce snůšek. Pokud jsou dostupné zdroje a energie limitujícími, samice se musí sama rozhodnout, do čeho investovat, zda do růstu či rozmnožování. Jakákoliv alokace do růstu omezuje alokaci do rozmnožování. Velká samice tedy musela odložit reprodukci.

Tam, kde je velikost dospělé nezávislá na dostupnosti energie, samice si volí optimální strategii co nejdelší doby rozmnožování. Ihned po dosažení pohlavní dospělosti omezuje růst a dostupnou energii investuje do potomstva. Zvětšování velikosti těla se jí vyplatí tehdy, pokud to zvýší její naději na přežití či dostupnost širší nabídky kořisti (Shine 1988).

U samic varanů se zdá, že při dosažení pohlavní dospělosti investují do mláďat na úkor růstu. Počet vajíček a snůšek je variabilní a záleží na velikosti samice, současném fyzickém stavu a na lokálních podmínkách (Horn & Visser 1991).

V modelu fekunditní selekce platí i vztah, že větší samice má větší a tudíž s velkou pravděpodobností i životaschopnější mláďata, či že se rozmnožuje častěji. Toto je důvod, proč i samice s invariantní velikostí snůšky jsou obvykle větším pohlavím (Shine 1988).

Pohlavní dimorfismus je podle Coxe et al. (2003) pozitivně korelovaný s velikostí snůšky, ale evoluční změny v její velikosti vysvětlují méně než 8% variability pohlavní dvojtvárnosti. Fekunditní selekce tedy má vliv na SSD u plazů, ale současná srovnávací data přináší pouze slabou podporu pro tuto hypotézu jako pro obecné vysvětlení dimorfismu u této skupiny (Cox et al. 2003).

2.2.1.3 Náklady na reprodukci (Costs of reproduction)

U zvířat, která dospívají v malé velikosti a pak dál rostou, se vyskytuje pokles rychlosti růstu v době pohlavního dospění (Stamps et al. 1998). To je myslím přesně případ samic varanů. Jedním z důvodů může být převedení zdrojů, které dříve sloužily k růstu, na rozmnožování (Roff 1983; Kozłowski 1992; Shine & Schwarzkopf 1992; Bernardo 1993; Niewiarowski & Dunham 1994). Stamps et al. (1998) nazývá tento trend růstovými náklady reprodukce (growth cost of reproduction). Ty se mohou projevit v několika směrech.

- Kompetice mezi organismy o zdroje potřebné pro úspěšné rozmnožení je mnohem náročnější pro menší druhy. Stojí je to mnoho energie dosáhnout a uhlídat zdroje (teritorium, místo hnízda či nory) či se věnovat agresivnímu chování. Mají tedy méně času na hledání potravy, a proto rostou pomaleji než druhy větší (Stamps et al. 1998).

- Pokud poměr hmotnosti snůšky k hmotnosti samice klesá jako funkce délky samice mezi druhy, pak menší druhy mohou mít relativně méně dostupného místa v dutině břišní a tedy méně prostoru na zpracování potravy během gravidity než větší druhy (Stamps et al. 1998). Rozmnožující se jedinci pak mají tendenci omezit příjem potravy a tím sníží rychlost růstu oproti nerozmnožujícím se jedincům stejné délky (Weeks 1996). Například samice plazů obvykle odmítají potravu během gravidity (Shine 1980).
- Podobně náklady na transport vajíček či mláďat jsou energeticky náročnější pro menší druhy v porovnání s většími (Stamps et al. 1998). Obecně výdaje na přenášení jednotky hmotnosti klesají jako funkce celkové hmotnosti těla (Taylor et al. 1980; Full et al. 1990).

2.2.1.4 Velikost

Velikost těla ukazuje nápadné evoluční trendy definované obecnými pravidly. Během evoluce se zvětšuje velikost těla, tzv. Copeovo pravidlo (McLain 1993; Jablonski 1997). To se zdá, že u taxonu Varaninae neplatí. Předek dnešních varanů byl pravděpodobně střední velikosti a z něho se vyvinuly na jednu stranu gigantické a na druhou stranu trpasličí formy (Pianka 1995; Gould & MacFadden 2004).

Tzv. Renschovo pravidlo tvrdí, že pohlavní dimorfismus ve velikosti (SSD) se zvětšuje, když jsou samci větším pohlavím a zmenšuje, když jsou samice větším pohlavím (Rensch 1959 ex Fairbairn 1997). Po zkompletování dostupných informací k velikostem jednotlivých druhů varanů se nám podařilo prokázat platnost Renschova pravidla (přiloženo v příloze: Sexual size dimorphism in varanid lizards: confirming Rensch's rule).

Obecně je přijímáno, že fekunditní selekce u samic a pohlavní výběr u samců jsou hlavními selekčními tlaky pro selekci větší velikosti těla u mnoha organismů (Blanckenhorn 2000; Kingsolver & Pfennig 2004). Tato selekce je vyvažována opačnými selekčními tlaky, především životaschopností (Arak 1988; Travis 1989). Může být postačující, pokud působí pouze na jedno pohlaví, protože velikost těla je velmi úzce geneticky korelovaná (Lande 1980; Reeve & Fairbairn 1996). Kromě těchto tří hlavních selekčních tlaků vyvážených rozdílně mezi pohlavími existují ještě samozřejmě genetické (Reeve & Fairbairn 1996), fylogenetické (Cheverud et al. 1985), vývojové a fyziologické zábrany (Reiss 1989 ex Blanckenhorn 2000).

2.2.1.4.1 Velikost a pohlavní dimorfismus

Příčinu vzniku pohlavního dimorfismu se snaží vysvětlit mnoho hypotéz. Na základě toho vznikly dva rozdílné předpoklady o tom, v jakém stádiu ontogeneze vznikají pohlavní rozdíly v průměrné velikosti těla (Shine 1990).

- Pohlavní rozdíly v průměrné velikosti těla vznikají procesy působícími na mláďata. Je to rychlost růstu a věk dosažení pohlavní dospělosti (Shine 1990). Pohlavní dimorfismus může být během dospívání ovlivněn lokálními podmínkami prostředí či genotypem (Gibbons et al. 1981; Stearns & Koella 1986).
- Pohlavní rozdíly v průměrné velikosti těla vznikají až po dosažení pohlavní dospělosti. Patří sem rychlost růstu a míra přežívání v dospělosti. Tyto rozdíly v růstu a přežívání mezi pohlavími mohou být ovlivněny pro pohlaví specifickými adaptacemi, ať už fyziologickými, morfologickými či behaviorálními (Shine 1990). Růst je neukončený u bezobratlých (s výjimkou hmyzu) a ektotermních obratlovců (Sebens 1987). Zde je vliv rychlosti růstu a míry přežívání dospělců neoddiskutovatelným faktorem ovlivňujícím pohlavní dimorfismus (Howard 1981). Otázkou je, zda tyto procesy během dospělosti jsou dostatečně rozšířené a mají dostatečnou sílu, aby mohly ovlivnit základ pohlavního dimorfismu ustanoveného dříve v ontogenezi (Shine 1990).

Toto lze zjistit na základě poměru pohlavního dimorfismu, a to změřením a porovnáním v době pohlavního dospění a v době průměrné velikosti dospělého. Pokud hrají tyto faktory významnou roli, korelace mezi SSD v době pohlavního dospění a SSD v době průměrné velikosti dospělého bude jen nepatrná (Shine 1990). Shine takto testoval osm datových souborů, zahrnujících plazy, obojživelníky a ryby. Analýzou těchto dat zjistil silnou korelaci SSD v době pohlavního dospění s SSD v době průměrné velikosti dospělého, to znamená, že rychlost růstu a míra přežívání nemá na pohlavní dimorfismus příliš vliv. SSD má tedy tendenci se neměnit po dosažení pohlavní dospělosti a je tedy primárně dán rozdílným růstem před dosažením pohlavní dospělosti a věkem dospění (Shine 1990). Jak je tomu u varanů zatím nikdo nepodal jasný výsledek. Já se toto snažím objasnit ve své diplomové práci.

U mnoha živočichů existuje pozitivní vztah mezi pohlavním dimorfismem a bimaturismem, což znamená, že příslušníci většího pohlaví dospívají později (začnou později produkovat gamety) než příslušníci menšího pohlaví (Stamps & Krishnan 1997). Literární údaje k této problematice jsou u varanů poměrně kusé a zasloužily by si větší pozornost.

Vztah mezi pohlavním dimorfismem a bimaturationem se snaží vysvětlit dvě teorie:

- Většina autorů tvrdí, že opožděný věk dospění je jasným následkem rozdílu ve velikosti těla. Větší pohlaví totiž potřebuje více času na růst do větší velikosti těla (Wilson 1975; Bisazza 1993).
- Příslušníci většího pohlaví odkládají rozmnožování, protože potřebují čas, naučit se dovednostem potřebným pro úspěšné páření (Wiley 1974; Wittenberger 1979).

Velikým problémem je oddělit jevy ovlivňující samotnou velikost těla a růst na jedné straně a pohlavní dimorfismus na straně druhé (Blanckenhorn 2005).

2.2.1.5 Ekologické příčiny

Charles Darwin nevyslovil pouze teorii o pohlavním výběru zodpovědnou za vznik pohlavního dimorfismu. Poukázal i na možnost, že pohlavní rozdíly ve velikosti těla a morfologii mohou být také způsobeny ekologickými příčinami (Darwin 1874). Tato druhá hypotéza byla však velmi dlouho zastíněna lehčeji prokazatelnou teorií o pohlavním výběru (Shine 1989).

Příčin vzniku pohlavního dimorfismu však může být víc. Může k němu přispět jak pohlavní výběr, tak fekunditní selekce a zároveň i ekologické důvody (Shine 1989). Předpokládá se, že pohlavní výběr dává směr dimorfismu, ale jeho stupeň může být omezený či zesílený ekologickými faktory. Důvod, proč byla tato teorie odsunuta či mnohdy i zavržena je pravděpodobně v obtížné testovatelnosti hypotézy (Shine 1989).

Pohlavní výběr a fekunditní selekce obvykle tlačí organismy ke zvětšování těla. Proti tomu, jak jsem již uvedla, působí vyvažující tlak, kterým je podmínka životaschopnosti (Blanckenhorn 2000). Jejím nástrojem jsou mnohdy ekologické mechanismy. Být velký s sebou totiž přináší mnohé nevýhody:

- Dosáhnout velké velikosti trvá delší dobu, protože je prodloužena doba vývinu. To s sebou nese větší pravděpodobnost predace, parazitace a hladovění, to znamená, že se zvyšuje mortalita v periodě před rozmnožováním (Roff 1980; Stearns & Koella 1986).
- Nebo pokud chtějí dosáhnout větší velikosti bez prodlužování doby vývinu, musí růst rychleji. To zvyšuje mortalitu, protože je zde větší pravděpodobnost predace spojená s riskantnějším sháněním potravy nutné pro urychlení růstu (Werner & Anholt 1993; Abrams et al. 1996).
- Velcí jedinci jsou lépe vidět, jsou pomalejší a méně mrštní, což zvyšuje jejich mortalitu (Andersson 1994).

- Větší jedinci potřebují více potravy pro sebe a potomky, což opět zvyšuje mortalitu díky limitaci zdrojů. Díky kompetici není obvykle v prostředí dostatek potravních zdrojů, aby organismus mohl dosáhnout větší velikosti (Clutton-Brock et al. 1985; Blanckenhorn et al. 1995).
- Větší jedinci mohou trpět větším teplotním stresem. Větší organismus se totiž hůře zbavuje přebytečného tepla (Atkinson 1994).

3 Materiál a metodika chovu

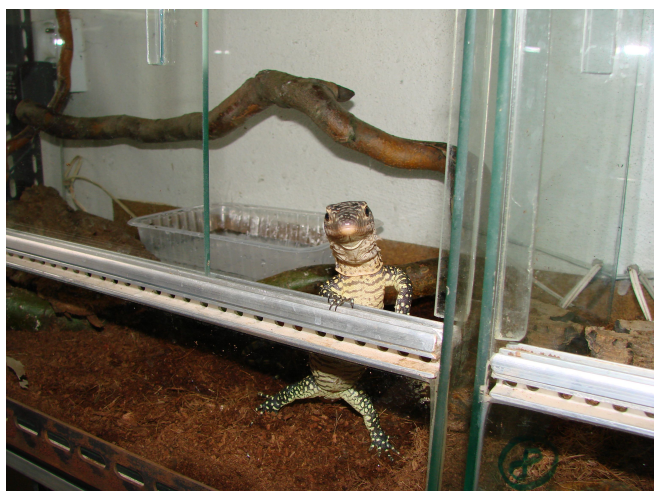
3.1 Studovaný druh

Ke studiu jsem na počátku měla 37 mlád'at *Varana mangrovového* (*Varanus indicus*) odchovaných v pražské zoologické zahradě. Zoo Praha deponovala tato zvířata do soukromého chovu. Zvířata pocházela dohromady ze 4 snůšek mlád'at od stejných rodičů. Pohlaví zvířat bylo určeno veterinárně sonografickým vyšetření dutiny břišní. V první snůšce 7 samců, 5 samic. Druhá snůška: 5 samců, 2 samice a jeden juvenil neurčen (zemřel záhy po narození). Třetí snůška: 4 samci, 3 samice. Čtvrtá snůška: 6 samců, 3 samice a jeden juvenil neurčen (zemřel záhy po narození). Celkem ke studii k dispozici 22 samců a 13 samic. Těmto zvířatům bylo díky ad libitum krmení a vyvarování permanentním stresujícím sociálním interakcím umožněno dosáhnout maximální rychlosti růstu.

3.2 Ubytování

Mlád'ata byla ubytována jednotlivě v teráriích 30x20x50 cm (délka x výška x hloubka). Jako podestýlka byl použit lignocel. Vybavení terária: úkryty z kůry, miska na vodu a krmení. Vytápění topným kabelem vedeným pod terárii připojeným na termostat na 28 °C.

Později byla mlád'ata přestěhována do přehlednějších terárií s vhodnějším způsobem otevírání o velikosti 60x30x30 cm. Podestýlka lignocel, úkryty z kůry. Terárium doplněno o větve na šplhání. Místo kabelu byly použity 8W topné kameny, které umožnily zvířeti vyhrát se na preferovanou teplotu (Obr. 2).



Obr. 2. Ubytování v terárium pro mlád'ata

Odrostlejší zvířata byla ubytována v teráriích 70x40x60 (délka x výška x hloubka). Jako substrát byla použita mulčovací kůra, papírové krabice jako úkryt. Ve všech teráriích je velká miska na vodu sloužící i ke koupání. Vytápění pomocí topného kamene (8 W). Samice mají terária doplněna o kladiště (krabice s vlhkým lignocelem) (Obr. 3).



Obr. 3. Ubytování v teráriu pro odrostlejší zvířata

Všechna zvířata se nacházejí v jedné místnosti s okny a mají ponechán přirozený světelný režim z denního světla. Kromě lokálního vytápění terárií je v zimě místnost vytápěna ústředním topením. Teplota v místnosti se pohybuje mezi 28-30 °C.

Dospělá zvířata umístíme do stanic přírodovědců, zájmových terarijních kroužků a zoologických zahrad. Zde budou mít dostatek prostoru a bude na nich moci dále probíhat sledování růstu a měření.

3.3 Potrava a krmení

Mláďata byla zpočátku krmena 2 krát týdně cvrčky a šváby, kteří byli dostatečně obaleni ve vitamínové směsi NutriMix. Po 1-3 měsících jsem začala krmit kuřecími játry dvakrát týdně v ad libitum množství (cca 20% tělesné hmotnosti). Ve stáří dvou let jsem zvířata převedla na krmení kuřecími krky jedenkrát týdně (cca 7,5% tělesné hmotnosti). Masitá strava byla obohacována NutriMixem a vitamíny AD₃ a E.

3.4 Určení pohlaví

Jak jsem se již zmínila v literárním úvodu, s určením pohlaví u varanů bývá problém, obzvlášť pokud máme zvíře jednorázově v ruce (např. v terénu) a nemáme možnost sledovat jeho chování a porovnání s dalšími jedinci stejného druhu. Já jsem však měla možnost varany dlouho pozorovat a díky časté manipulaci bylo mnoho příležitostí zaznamenat everzi

hemipenisů a hemiklitorisů (Obr. 4 a Obr. 5). Bohužel někteří jedinci se nenechali vyprovokovat a zde se dalo spolehnout jen na behaviorální projevy zvířat. Nicméně úspěšnost určení byla 92%.



Obr. 4. Hemipenisy samce

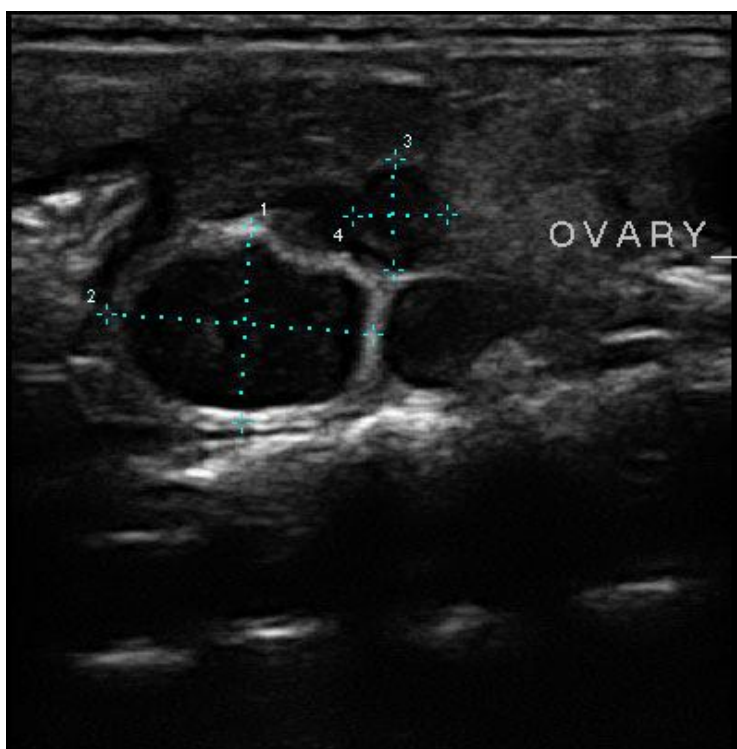


Obr. 5. Hemiklitoris samice

Exaktní metodou určení pohlaví u dospělých varanů je ultrazvuk břišní dutiny. Ten naši varani podstoupili na veterinární klinice Animal clinic pod vedením MVDr. Jana Hnízda. Díky tomu se můžeme s jistotou spolehnout na správné určení pohlaví (Obr. 6 a Obr. 7).



Obr. 6. Sonografické zobrazení samčích pohlavních orgánů



Obr. 7. Sonografické zobrazení samičích pohlavních orgánů

4 Morfometrické rozlišení samců od samic

4.1 Úvod

Určování pohlaví u varanů je v terénu poměrně obtížné. Thompson (2002) a Smith et al. (2007) se věnovali hledání nějakého tělesného rozměru na těle australských varanů, pomocí kterého by bylo možné rozeznat od sebe samce a samice. Thompson (2002) předpokládal odlišnost mezi pohlavími v rozměrech na hlavě a v délce břicha. Samice by měly mít relativně delší břicho, zatímco samci hlavu (Braňa 1996, Kratochvíl et al. 2003). Na základě poměru délky břicha k délce hlavy existuje statisticky průkazný rozdíl mezi samci a samicemi, avšak překrytí je poměrně velké a může tedy docházet k chybnému zařazení. Thompson proto doporučuje tuto techniku kombinovat s dalšími metodami určování pohlaví, jako je například everze hemipenisů.

Smith et al. (2007) obohacuje předchozí studii zahrnutím více tělesných rozměrů, a to rozměry na hlavě a končetinách. Na základě morfometrických metod se mu podařilo od sebe rozpoznat pohlaví u dospělých a dokonce i juvenilních *Varanus gouldii*.

Kromě rozměru velikosti hlavy a břicha jsme se zaměřili ještě na jeden rozměr, který by mohl být mezipohlavně odlišný. Je to rozměr “paží” zahrnující i šířku hrudníku, kdy větší velikost by mohla samci umožňovat vyhrávat souboje, kterým se varani věnují. Tento rozměr by dokonce mohl být důležitější než velikost hlavy, protože velké druhy varanů se během souboje nejprve přetlačují ve vzpřímené poloze, tzv. wrestling (clinch phase) a snaží se druhého povalit. Až poté může následovat kousnutí (Horn 1985, 1994; Thompson et al. 1992).

4.2 Materiál a metodika

Pro morfometrické rozlišení pohlaví byly použity údaje o 35 zvířatech (Tabulka 1) a v závěrečném grafu byly doplněny o data od rodičů a strýce.

Tabulka 1. Počet varanů a poměr pohlaví pro morfometrické rozlišení pohlaví

	samec	samice
1. snůška	7	5
2. snůška	5	2
3. snůška	4	3
4. snůška	6	3
celkem	22	13

4.2.1 Měření

Každé zvíře bylo po narození a dále pak v intervalu čtvrt roku měřeno. Mláďatům byla skenována ventrální část těla v přesných pozicích pro jednotlivé tělesné rozměry a focena hlava shora a z boku. Zvířata, která se již nevešla na skener, cca od 750 g byla položena na skleněnou desku a focena digitálním fotoaparátem opět ventrální část těla pro rozměry SVL, DEX a TAIL (zvíře bylo v této poloze uvolněné a nedocházelo k tak velkým odchylkám měření). Zbytek tělesných rozměrů bylo měřeno digitální šuplérkou s přesností 0,01 mm. Hlava byla opět focena. Digitální obrázky ze skeneru a fotoaparátu byla vyhodnocována v programu UTHSCSA Image Tool. Tento program je volně dostupný na internetu (<http://ddsdx.uthscsa.edu/dig/itdesc.html>). Pro kalibraci byl použit milimetrový papír a délkové rozměry byly měřeny s přesností na 0,01mm.

Zvolili jsme tradičně používané rozměry z morfometrických prací na australských varanech (Smith et al. 2007). Některé rozměry byly obměněny, aby zahrnovaly partie těla, které by mohly být dimorfní. Dále byly především na hlavě přidány nové rozměry.

Pro analýzu byly měřeny následující rozměry na těle (Obr. 8):

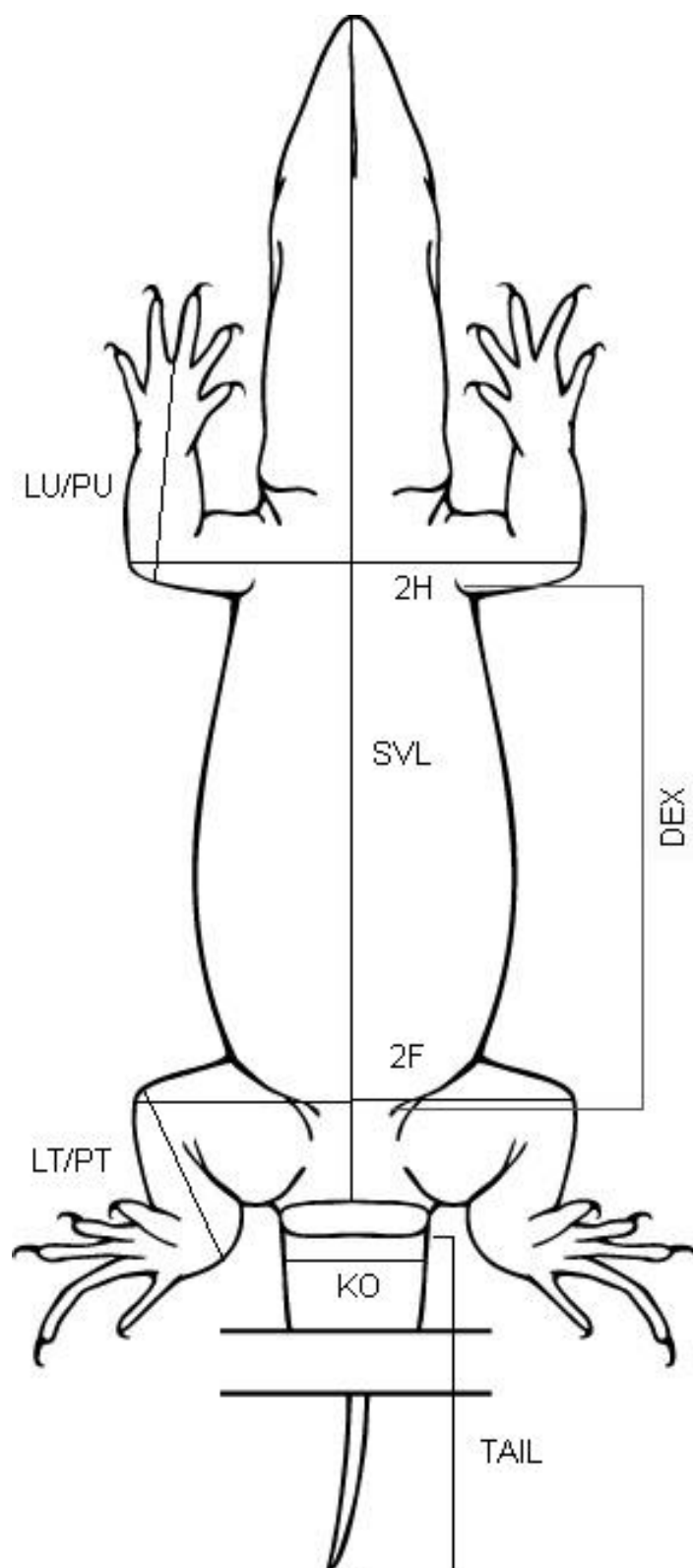
- SVL - délka těla (snout to vent length), od rostra po přední okraj kloaky
- DEX - délka břicha, od zadní strany nasazení předních končetin po přední stranu nasazení zadních končetin
- TAIL – délka ocasu, od kloaky po špičku ocasu
- 2F - délka femurů s pánví, vzdálenost od kolene ke kolenu
- LT, PT – délka levé/ pravé tibie, vzdálenost od kolene k patě
- 2H – délka humerů s hrudníkem, vzdálenost od lokte k lokti
- LU, PU – délka levé/pravé ulny
- KO – šířka ocasu na bázi

Rozměry na hlavě (Obr. 9 a Obr. 10):

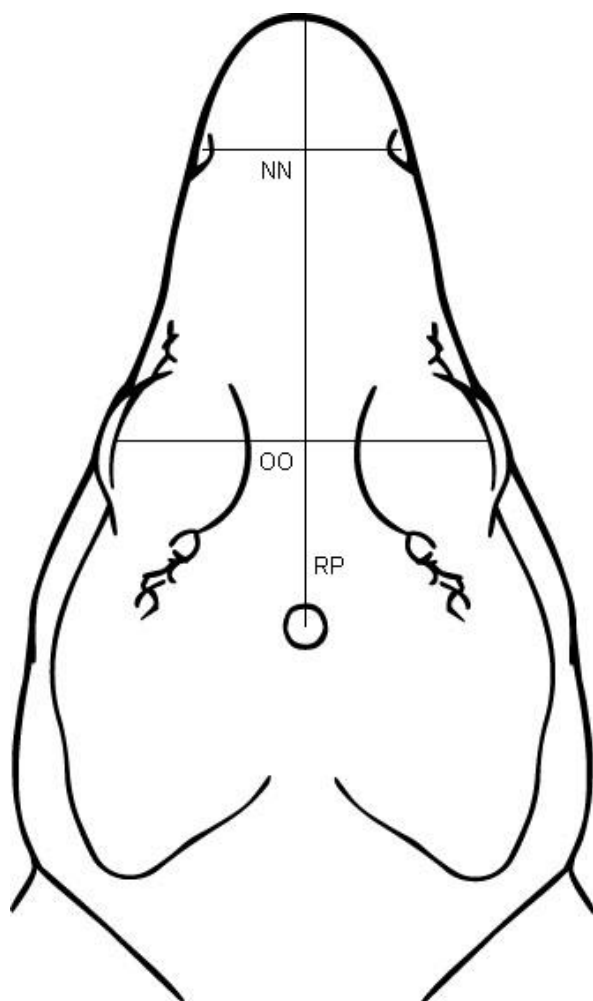
- RP – vzdálenost od rostra ke středu parietální šupiny
- OO – vzdálenost mezi nadočnými šupinami
- NN – vzdálenost mezi nozdrami
- RU – vzdálenost od rostra k zadnímu okraji ucha
- OU – vzdálenost ze středu oka k zadnímu okraji ucha
- RN – vzdálenost od rostra ke středu nozdry
- H1 – vzdálenost od středu nozdry k maxile
- NO – vzdálenost od středu nozdry ke středu oka

- H2 – vzdálenost ze středu oka k maxile

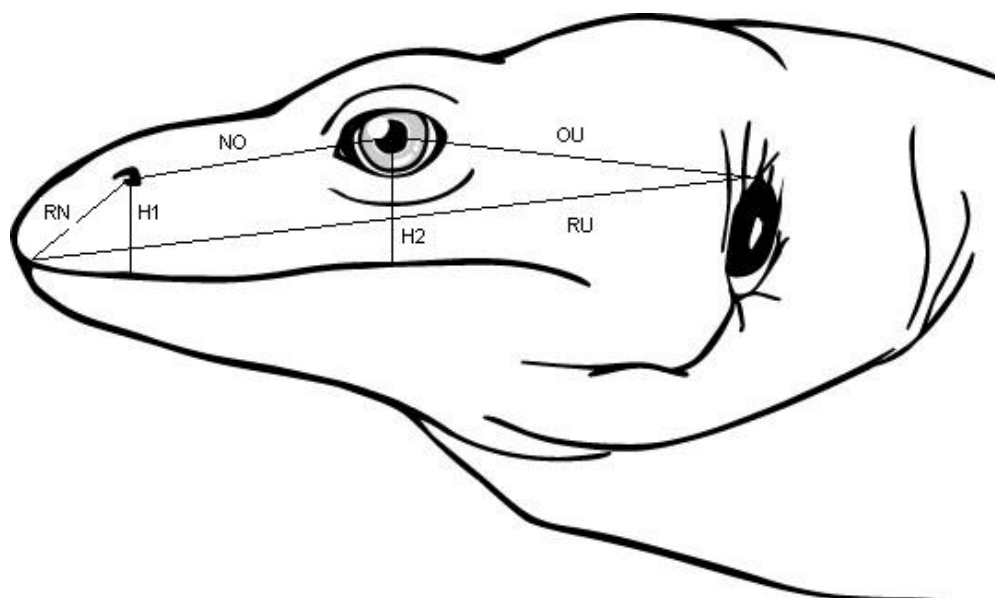
Přesné pozice zvířat jsou ve formě fotografií a skenů přiloženy v příloze 1 (Obr. 28-Obr. 43).



Obr. 8. Rozměry měřené na těle



Obr. 9. Rozměry měřené na hlavě shora



Obr. 10. Rozměry měřené na hlavě z boku

4.2.2 Statistika

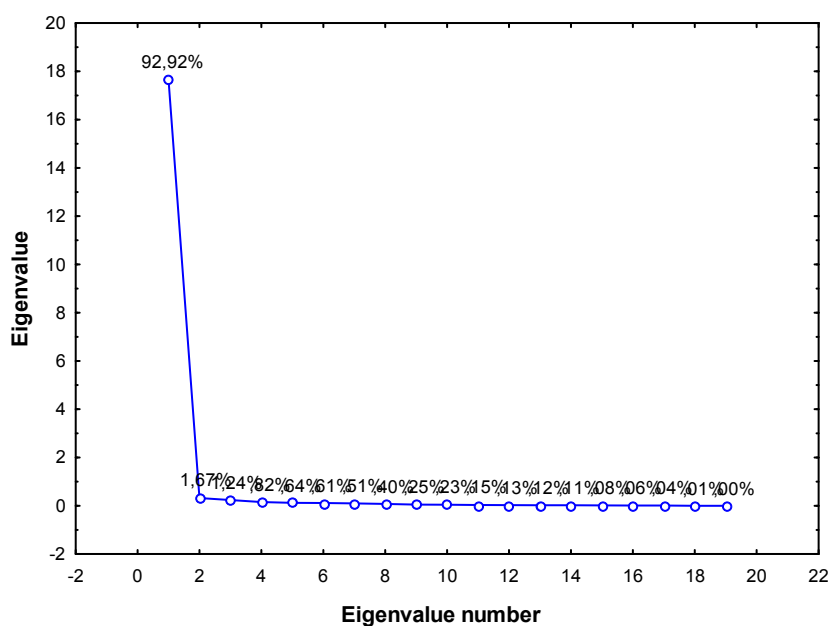
Jednotlivé naměřené délkové rozměry (pro zvířata starší 500 dnů) byly transformovány přirozeným logaritmem (normalizace dat) a dále byly analyzovány v programu STATISTICA 6.0. Na data byla použita analýza hlavních komponent (PCA).

Dále byla použita diskriminační analýza (DFA). Nejprve byla použita logaritmicky transformovaná data a následně z nich byla Mosimannovou metodou (Mosimann 1970) odfiltrována velikost. Pro diskriminační analýzu byly dále použity i reziduály všech rozměrů od SVL.

4.3 Výsledky

4.3.1 Analýza hlavních komponent (PCA)

Do analýzy hlavních komponent vstupovalo 19 délkových rozměrů. Všechny parametry byly logaritmicky transformovány, aby se jejich rozložení přiblížilo normálnímu. Interpretovatelné byly pouze první 2 osy (Obr. 11).

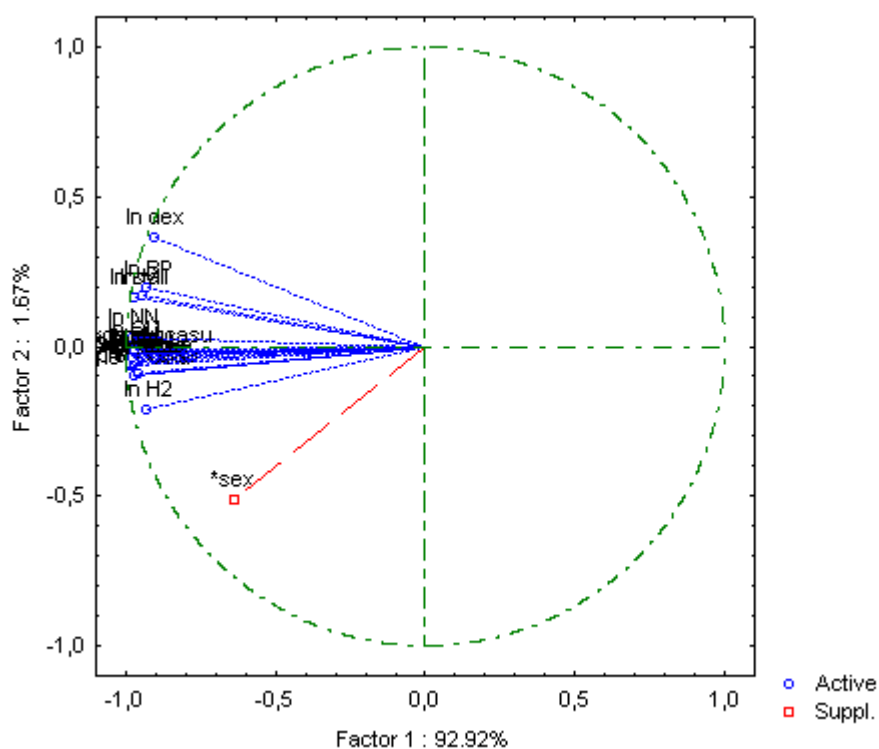


Obr. 11. Grafické znázornění eigenvalues a procento variability, které vysvětlují

V tabulce uvádím korelace jednotlivých parametrů s hlavními komponentami PC1 a PC2. Všechny hodnocené parametry silně negativně korelují s první hlavní komponentou (PC1) a lze ji tedy interpretovat jako velikost. (Tabulka 2, Obr. 12).

Tabulka 2. Korelace jednotlivých parametrů s hlavními komponentami PC1 a PC2

	PC1	PC2		PC1	PC2
ln SVL	-0,9759	0,1645	ln RP	-0,9295	0,1957
ln DEX	-0,9034	0,3649	ln OO	-0,9686	-0,0527
ln TAIL	-0,9451	0,1691	ln NN	-0,9803	0,0308
ln 2F	-0,9867	-0,0321	ln RU	-0,9815	-0,0253
ln 2H	-0,9780	-0,0611	ln RN	-0,9583	-0,0414
ln LT	-0,9831	-0,0606	ln NO	-0,9587	-0,0897
ln PT	-0,9847	-0,0580	ln OU	-0,9741	-0,0071
ln LU	-0,9719	-0,0980	ln H1	-0,9771	-0,0383
ln PU	-0,9714	-0,0978	ln H2	-0,9313	-0,2082
ln KO	-0,9502	-0,0253	*sex	-0,6379	-0,5092



Obr. 12. Projekce proměnných na prvních dvou osách hlavních komponent. Všechny rozměry negativně korelují s PC1.

4.3.2 Diskriminační analýza (DFA)

Do diskriminační analýzy vstupovaly stejné proměnné jako v případě PCA. Data byla nejdříve logaritmicky transformována a následně byla Mosimannovou metodou odfiltrována velikost.

Rozpoznání samců od samic na základě jednotlivých proměnných je celkem vysoká 94,2% (Tabulka 3). Z 54 samic se pětkrát při určování zmílí, při určování samců se z 81 samců ve třech případech zmílí. Hodnotu Wilk's Lambda je třeba brát s rezervou, protože jsme neměli k dispozici tak velký počet jedinců.

Tabulka 3. Klasifikační matice Wilk's Lambda: 0,3194427; $F_{(18,119)} = 14,08465$; $p < 0,0001$

	procenta	samice	samec
samice	94,23	49	3
samec	94,19	5	81
celkem	94,20	54	84

K rozpoznání pohlaví nejvíce přispívají rozměry „paží“ neboli 2H a výška hlavy H1 a H2. Opačným směrem táhnou rozměry na těle, a to SVL, TAIL a DEX a jeden rozměr na hlavě RP (Tabulka 4).

Tabulka 4. Souhrn proměnných vstupujících do DFA

	Faktor 1		Faktor 1
mos19 SVL	-0,3431	mos19 RP	-0,3023
mos19 DEX	-0,2683	mos19 OO	-0,1997
mos19 TAIL	-0,2993	mos19 NN	-0,0731
mos19 2F	0,1278	mos19 RU	-0,0087
mos19 2H	0,4697	mos19 RN	0,05889
mos19 LT	0,1308	mos19 NO	-0,0908
mos19 PT	-0,1154	mos19 OU	0,1552
mos19 PU	-0,1069	mos19 H1	0,3326
mos19 KO	0,2274	mos19 H2	0,3099

Pro diskriminační analýzu byly dále použity reziduály od SVL opět u zvířat starších 500 dnů. Pomocí této metody se zatřídilo ke svému pohlaví správně 94% jedinců (Tabulka 5).

Tabulka 5. Klasifikační matice Wilk's Lambda: 0,32835; $F_{(18,119)} = 13,523$; $p < 0,0001$

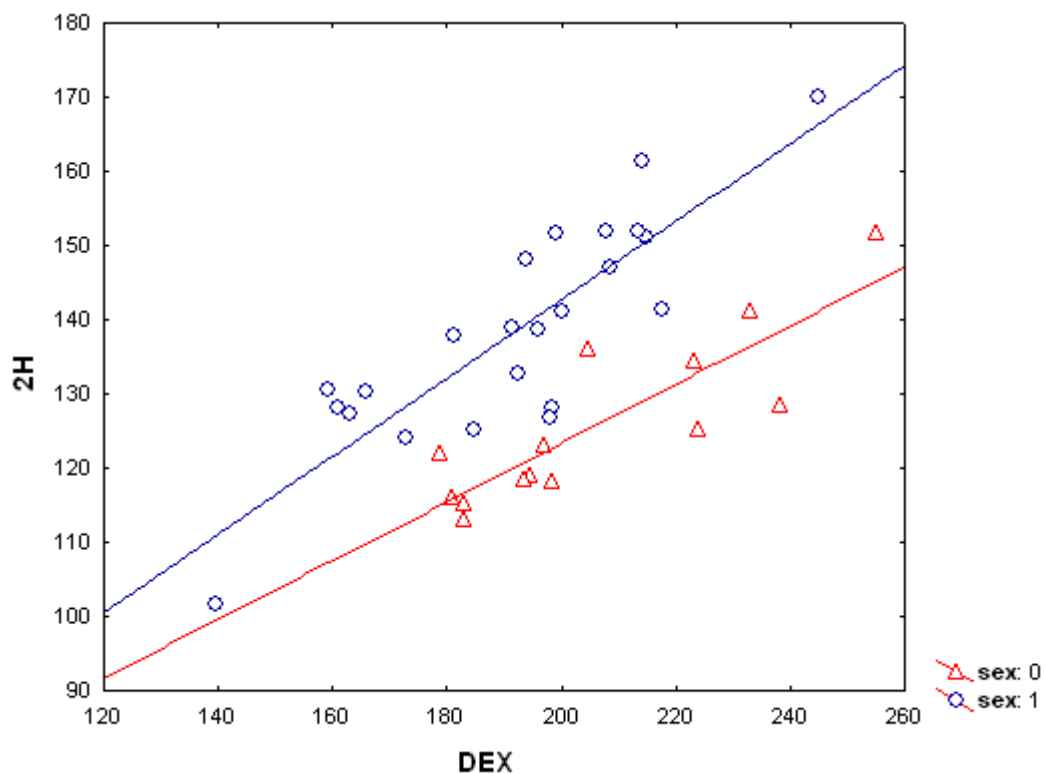
	procenta	samice	samec
samice	92,31	48	4
samec	95,35	4	82
celkem	94,20	52	86

Na správném rozřazování do jednotlivých pohlaví se nejvíce podílí délka “paží” 2H a rozměr břicha DEX, dále pak rozměry na hlavě RP, NO a H2 (Tabulka 6).

Tabulka 6. Souhrn proměnných vstupujících do DFA a jejich příspěvek ke správné klasifikaci

	Wilks'	Partial	F-remove	p-level	Toler.	1-Toler.
resDEXonSVL	0,361	0,909	11,934	0,001	0,671	0,329
resTAILonSVL	0,331	0,991	1,106	0,295	0,595	0,405
res2FonSVL	0,330	0,996	0,433	0,512	0,214	0,786
res2HonSVL	0,363	0,904	12,600	0,001	0,328	0,672
resLTonSVL	0,331	0,992	0,956	0,330	0,027	0,973
resPTonSVL	0,333	0,985	1,864	0,175	0,022	0,978
resLUonSVL	0,329	0,999	0,145	0,704	0,013	0,987
resPUonSVL	0,329	0,998	0,283	0,596	0,013	0,987
resKOonSVL	0,331	0,992	0,908	0,342	0,601	0,399
resRPonSVL	0,353	0,930	8,966	0,003	0,439	0,561
resOOonSVL	0,335	0,979	2,492	0,117	0,480	0,520
resNNonSVL	0,338	0,971	3,516	0,063	0,346	0,654
resRUonSVL	0,329	0,997	0,410	0,523	0,147	0,853
resRNonSVL	0,337	0,973	3,307	0,071	0,335	0,665
resNOonSVL	0,344	0,954	5,754	0,018	0,228	0,772
resOUonSVL	0,331	0,991	1,040	0,310	0,320	0,680
resH1onSVL	0,336	0,979	2,603	0,109	0,358	0,642
resH2onSVL	0,348	0,943	7,155	0,009	0,524	0,476

Na základě výsledků diskriminační analýzy jsme si proti sobě vynesli délkové rozměry břicha (DEX) a paží (2H). Abychom dosáhli odfiltrování vlivu velikosti, použili jsme vybalancovaná data. To znamená, že k našim nejvzrostlejším samicím jsme přiřadili údaje samců, u kterých SVL velikostně odpovídala SVL samic. Navíc jsme zahrnuli data o velikosti od rodičů a strýce. Na základě těchto rozměrů se samci na grafu oddělili od samic, avšak dochází k jistému překryvu (Obr. 13).



Obr. 13. Závislost rozměrů břicha na „pažích“. Samci se v těchto rozměrech od samic liší

5 Hmotnostní růstové křivky

5.1 Úvod

Jak jsem se již zmínila v literárním úvodu, pohlavní dimorfismus je nejčastěji vysvětlován dvěma selekčními tlaky, a to pohlavním výběrem a fekunditní selekcí. Tyto tlaky jsou v dnešní době považovány za nejdůležitější ultimátní příčiny pohlavního dimorfismu (Anderson 1994, Blanckenhorn 2005). U plazů byly zkoumány na základě srovnávacích dat od 302 druhů obsahujících i 17 druhů varanů (Cox et al. 2003). Bylo zjištěno, že nejlépe vysvětluje SSD samčí teritorialita reprezentující pohlavní výběr a velikost snůšky u samic spojená s fekunditní selekcí. Závěrem však poukazuje na nutnost zabývat se i proximátními příčinami vzniku SSD.

Pohlavní dimorfismus není daný neměnný stav. Jedná se často o velmi dynamický proces, kdy se rozdíl mezi pohlavími mění během ontogeneze. SSD je často studován způsobem, kdy se přeměří jedinci daného druhu. Naproti tomu prací, zabývajících se jeho dynamikou v ontogenezi je poskrovnu. Například u většiny druhů se ani neví, zda se SSD projevuje už po narození/vylíhnutí či nikoliv (King et al. 1999). Pohlavní dimorfismus může vznikat třemi různými způsoby či jejich kombinací (Stamps 1993):

- Rozdílnou mateřskou investicí do samčích a samičích potomků ústící v dimorfismus již u mláďat.
- Rozdílnou rychlostí růstu samců a samic.
- Prodloužením doby růstu u jednoho z pohlaví.

U varanů existuje několik studií zabývajících se růstem: *V. salvator* (Andrews 1995), *V. griseus* (Smirina & Tsellarius 1996) a *V. niloticus* (de Buffrénil & Hémery 2002). Avšak většina těchto studií probíhala v přírodě. My jsme se rozhodli sledovat růst varanů mangrovových v lidské péči. Tento způsob má výhodu v tom, že máme o všech zvířatech veškeré informace. Známe přesně jejich stáří, povahu, případné zdravotní problémy. Jsme schopni velmi přesně zachytit dobu, kdy pohlavně dospějí apod. S tímto velkým množstvím dat lze pak pracovat a snažit se pochopit kdy, jak a proč u tohoto druhu SSD vzniká.

5.2 Materiál a metodika

Pro analýzu hmotnostních růstových křivek byly použity údaje o 35 zvířatech, z toho 22 samců a 13 samic (Tabulka 7).

Tabulka 7. Počet varanů a poměr pohlaví pro analýzu růstových křivek

	samec	samice
1. snůška	7	5
2. snůška	5	2
3. snůška	4	3
4. snůška	6	3
celkem	22	13

5.2.1 Vážení

Mláďata byla vážena na digitální váze s přesností 0,01 g. První tři měsíce jsem je vážila dvakrát týdně. Ukázalo se však, že to mláďata stresuje a příliš nepřibírají. Poté jsem přešla na interval vážení dvakrát měsíčně. Od hmotnosti cca 1 kg jsem začala vážit na digitální váze s přesností 0,2 g.

5.2.2 Statistika

V programu STATISTICA 6.0 byla pro každého jedince spočítána růstová křivka. Byl použit nelineární model Nonlinear Estimation a vloženou funkcí byla logistická křivka (Winsor 1932):

$$\text{hmotnost} = a / (1 + \text{Euler}^{((-1) * K) * (\text{stáří} - T)})$$

Kde:

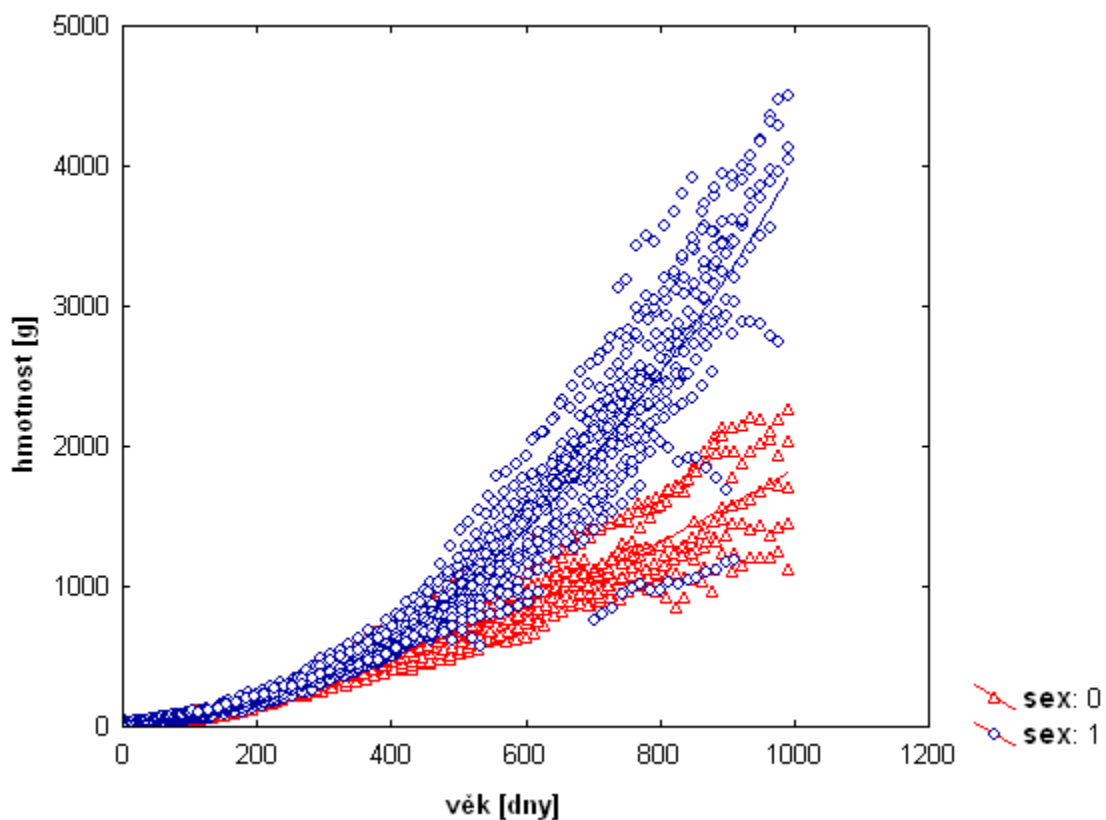
- hmotnost – reálná hmotnost (g)
- a – asymptotická hmotnost (g)
- Euler – Eulerova konstanta
- K – růstová rychlost (přírůstek v g za den)
- stáří – věk při vážení (dny)
- T – inflexní bod (dny)

Výsledkem u každého jedince byly parametry růstové křivky a , K , T . Asymptotická hmotnost odhaduje maximální hmotnost, které se daný jedinec bude během života blížit. Růstová rychlost udává, kolik gramů daný jedinec přibere za 1 den v době, kdy dosáhne inflexního bodu. A inflexní bod je stáří jedince ve dnech, jehož křivka se z konkávní mění na konvexní. Inflexní bod tedy predikuje rychlost, s jakou dosáhne jedinec velikosti adultního zvířete a kdy zpomalí („ukončí“) svůj růst. Kromě logistické rovnice jsme použili i Gompertzův a von Bertalanffyho klasický model (Winsor 1932; von Bertalanffy 1957; de Buffrénil & Hémery 2002), které však vysvětlovaly méně variance a predikovaly nerealistické hodnoty pro asymptotickou hmotnost samců. Nereálné hodnoty pro samce odhadoval i model produkce/růstu (West et al. 2001). Proto ve výsledcích uvádím pouze výsledky pro tradiční model logistické rovnice.

5.3 Výsledky

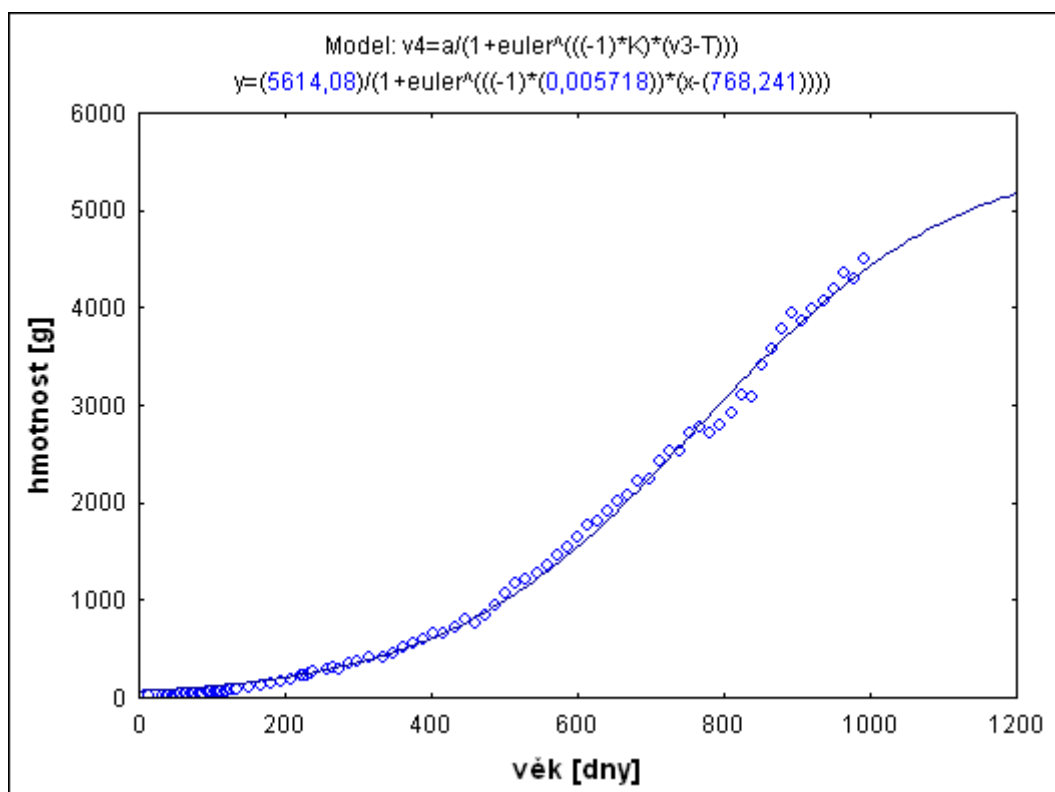
Hmotnost mláďat samců a samic je téměř stejná, průměrná hodnota pro samce byla 30,4 g ($n = 22$, rozptyl 21,0 - 38,4 g) a pro samice 29,1 g ($n = 13$, rozptyl 20,2 - 33,6 g). Mláďata jsou tedy hmotnostně nedimorfní. GLMs neodhalil vliv pohlaví ($F_{1,27} = 0,24$, $P = 0,6271$), identity snůšky ($F_{3,27} = 1,83$, $P = 0,1660$) ani kombinaci pohlaví*identita snůšky ($F_{3,27} = 0,33$, $P = 0,8075$) na porodní hmotnost mláďat.

Na rozdíl od hmotnosti mláďat po narození se hmotnost dospělých zvířat nápadně liší. Vynesli jsme si graf závislosti hmotnosti na stáří a vyznačili si zvlášť obě pohlaví (Obr. 14). Na grafu je vidět, že samci i samice se neliší svojí porodní hmotností, jejich hmotnost se rozchází zhruba v 1. roce života. Samice dříve zpomalují svůj růst na rozdíl od samců, kteří dále rostou a investují do velikosti těla.

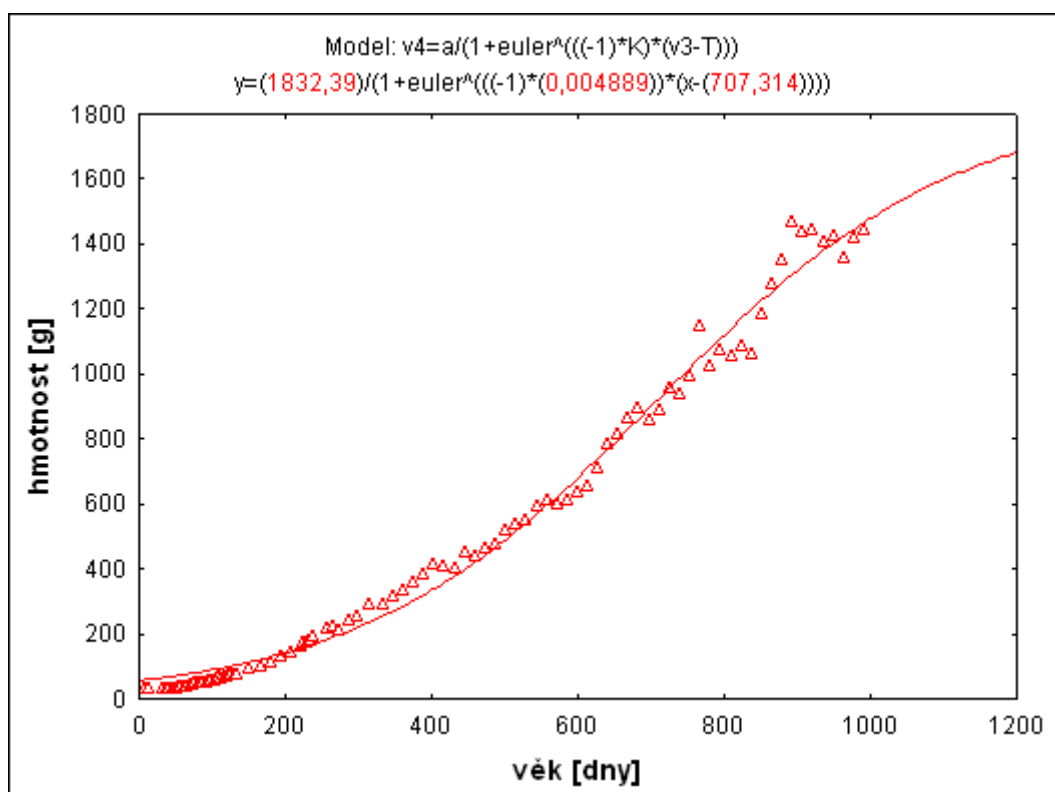


Obr. 14. Závislost hmotnosti samců a samic na stáří

Pro analýzu tohoto trendu, jsme použili logistický růstový model. Pro každého jedince byla spočítána růstová křivka. Uvádím vzorovou křivku pro samce (Obr. 15) a samici (Obr. 16). Za povšimnutí stojí poklesy hmotnosti na křivce samice způsobené kladením vajíček.



Obr. 15. Ukázka hmotnostní růstové křivky pro samce, $a = 5614$ g, $K = 0,005718$ g/den, $T = 768$ dní



Obr. 16. Ukázka hmotnostní růstové křivky pro samici, $a = 1832$ g, $K = 0,004889$ g/den, $T = 707$ dní

Ze spočítaných růstových křivek pro každého jedince jsme si vybrali od každého odhadované parametry a , K , T . Do této analýzy jsme zahrnuli pouze jedince starší 750 dní (19 samců, 12 samic). Průměrná asymptotická hmotnost samců byla 5007 g, což je třikrát víc, než odhad pro samice 1664 g. Průměrná hodnota parametru T odhadnutá pro samce je 766 dní, zatímco pro samice 561. Na rozdíl od těchto rozdílů v asymptotické hmotnosti a době zalomení křivky u samců a samic, je poslední parametr růstové rychlosti K pro samce i samice téměř stejný (0,00565 versus 0,00612) (Tabulka 8).

Tabulka 8. Průměrné odhady parametrů z logistické růstové křivky s 95% konfidenčními intervaly.

	N	a (g)	K (g/den)	T (dní)	r ²
samci	19	5007	0,00565	766	99,5
		4443 - 5570	0,00537 - 0,00593	724 - 809	
samice	12	1664	0,00612	561	98,8
		1372 - 1956	0,00551 - 0,00615	636 - 737	
t / z	-	t = 9,41	t = -1,50	t = 5,93	z = 3,81
P	-	< 0,0001	0,1442	< 0,0001	0,0001

Pomocí GLMs jsme testovali závislost jednotlivých parametrů na příslušnosti ke snůšce a na pohlaví (Tabulka 9, Tabulka 10 a Tabulka 11). Asymptotická hmotnost ani inflexní bod nezávisí na příslušnosti ke snůšce, záleží jen na pohlaví, růstová rychlost nezávisí ani na snůšce ani na pohlaví, obě pohlaví tedy rostou stejnou rychlostí.

Tabulka 9. Výsledek analýzy variance pro asymptotickou hmotnost a

	SS	stupně volnosti	MS	F	p
Intercept	301534901,28	1	301534901,28	210,46	<0,0001
Pohlaví	68188413,15	1	68188413,15	47,59	<0,0001
Snůška	823914,20	3	274638,09	0,19	0,9011
Pohlaví*snůška	5698734,89	3	1899578,30	1,33	0,2873
Chyba	37251843,77	26	1432763,22		

Tabulka 10. Výsledek analýzy variance pro růstovou rychlost K

	SS	stupně volnosti	MS	F	P
Intercept	0,001062	1	0,001062	959,9976	<0,0001
Pohlaví	0,000000	1	0,000000	0,2472	0,6233
Snůška	0,000001	3	0,000000	0,3266	0,8061
Pohlaví*snůška	0,000007	3	0,000002	2,1667	0,1161
Chyba	0,000029	26	0,000001		

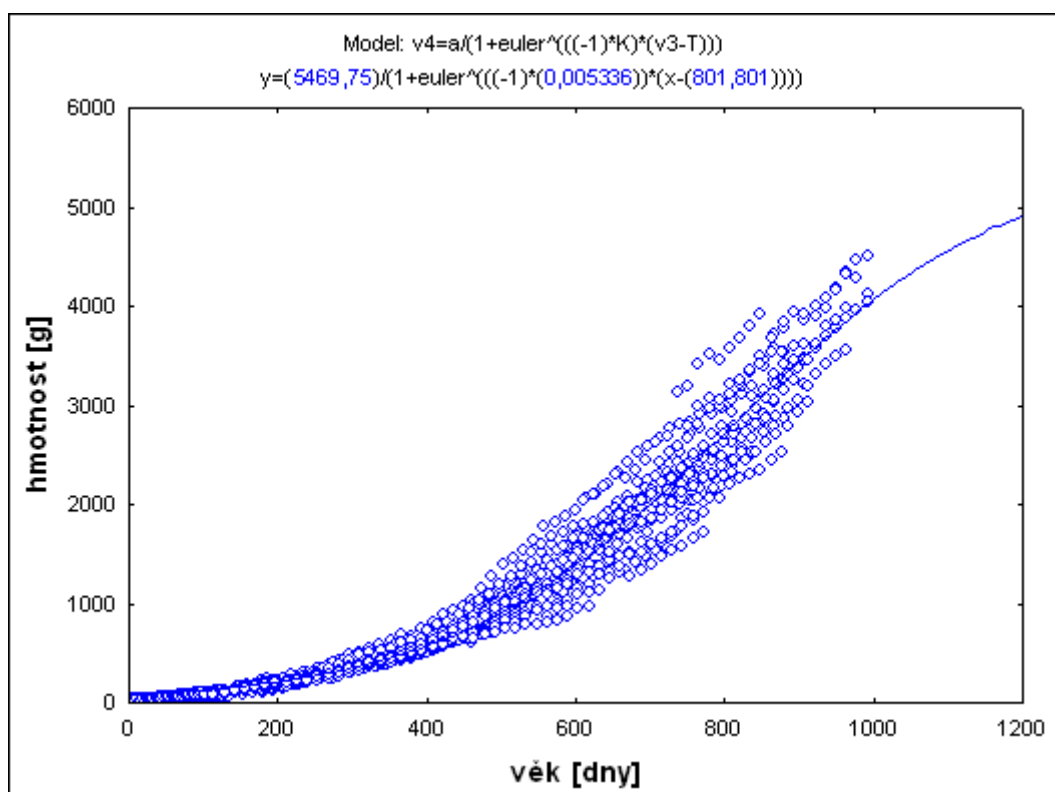
Tabulka 11. Výsledek analýzy variance pro inflexní bod T

	SS	stupně volnosti	MS	F	P
Intercept	12396593,08	1	12396593,08	891,4138	<0,0001
Pohlaví	232675,54	1	232675,54	16,7312	0,0004
Snůška	7769,97	3	2589,99	0,1862	0,9048
Pohlaví*snůška	95744,13	3	31914,71	2,2949	0,1013
Chyba	361573,27	26	13906,66		

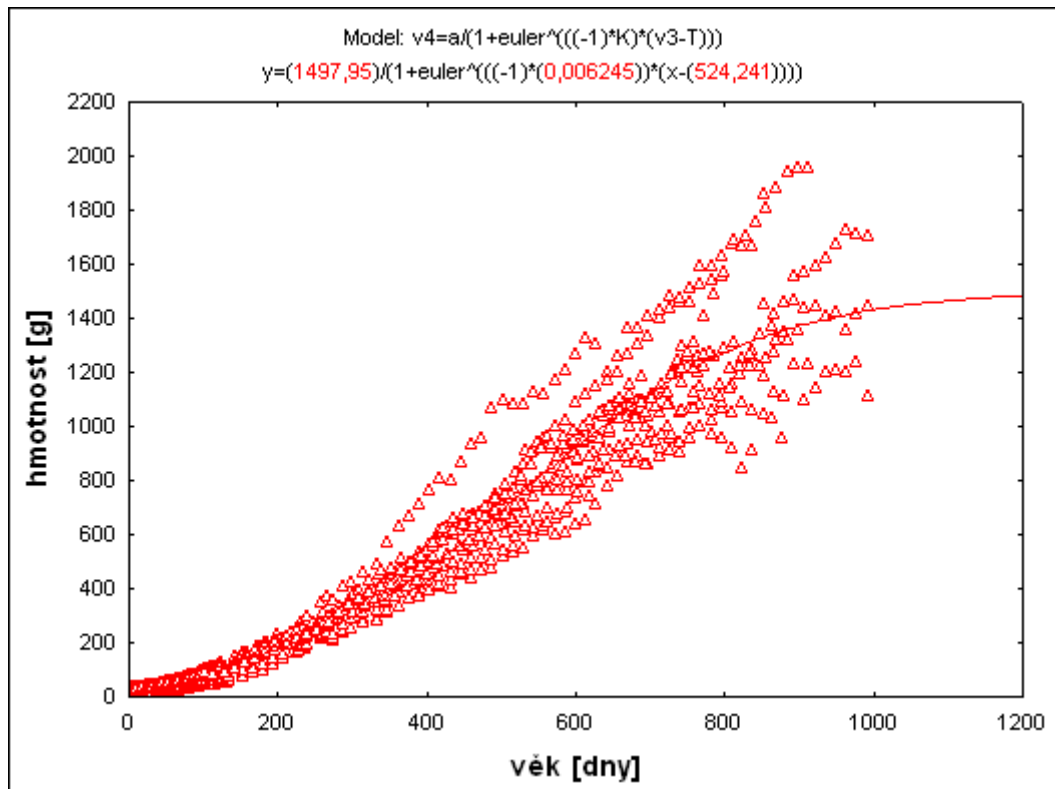
Dále byla stejným způsobem spočítána růstová křivka pro všechny samce (Obr. 17) a všechny samice (Obr. 18). Z analýzy jsme vyloučili hmotnosti zvířat od doby, kdy byla nemocná (5 jedinců) a jednoho samce, který nedosáhl zdaleka stáří inflexního bodu, protože růstová dynamika těchto zvířat neodpovídala logistické růstové křivce. Model pro samce vysvětlí 96,64% a pro samice 93,95%. Odhady jednotlivých parametrů uvádím v tabulce (Tabulka 12).

Tabulka 12. Odhady parametrů a, K a T (s 95% konfidenčními intervaly) získaných z logistické křivky pro všechny samce a všechny samice

	n	a (g)	K (g/den)	T (dny)	r²
samci	22	5470 (5213 - 5727)	0,00534 (0,00518 - 0,00549)	802 (783 - 820)	96,65
samice	13	1498 (1453 - 1543)	0,00625 (0,00597 - 0,00653)	524 (511 - 538)	93,96

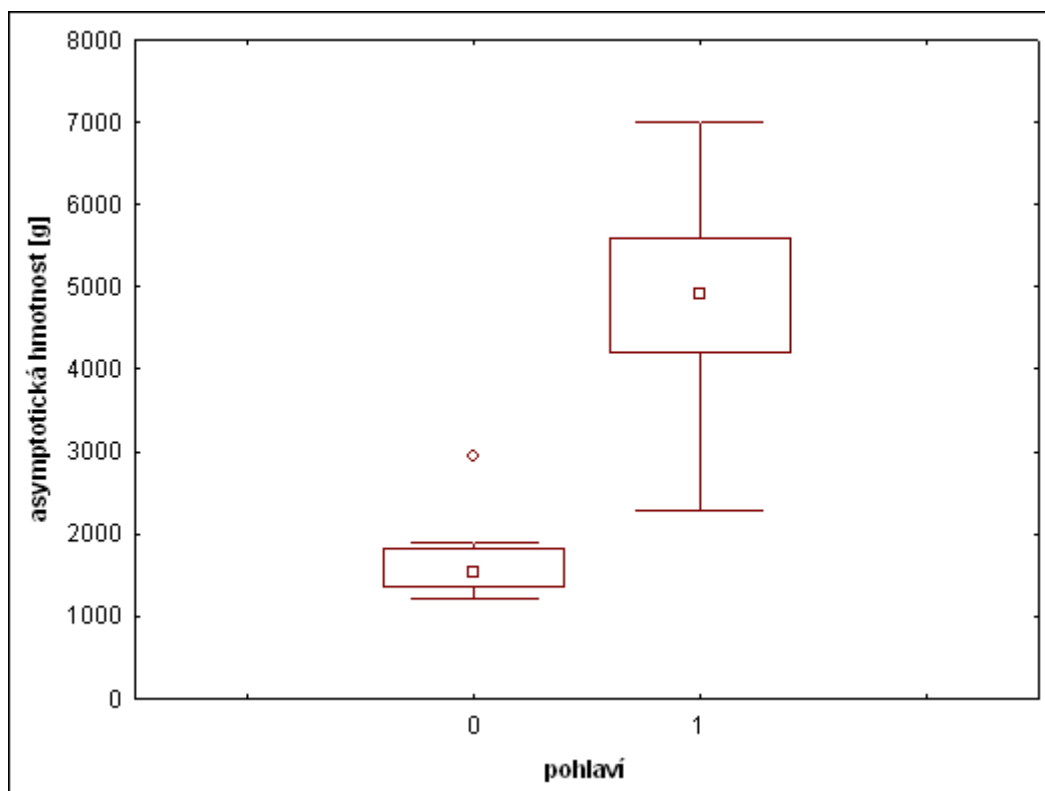


Obr. 17. Hmotnostní růstové křivky pro všechny samce, $a = 5470$ g, $K = 0,005336$ g/den, $T = 802$ dní; $r^2 = 0,966$



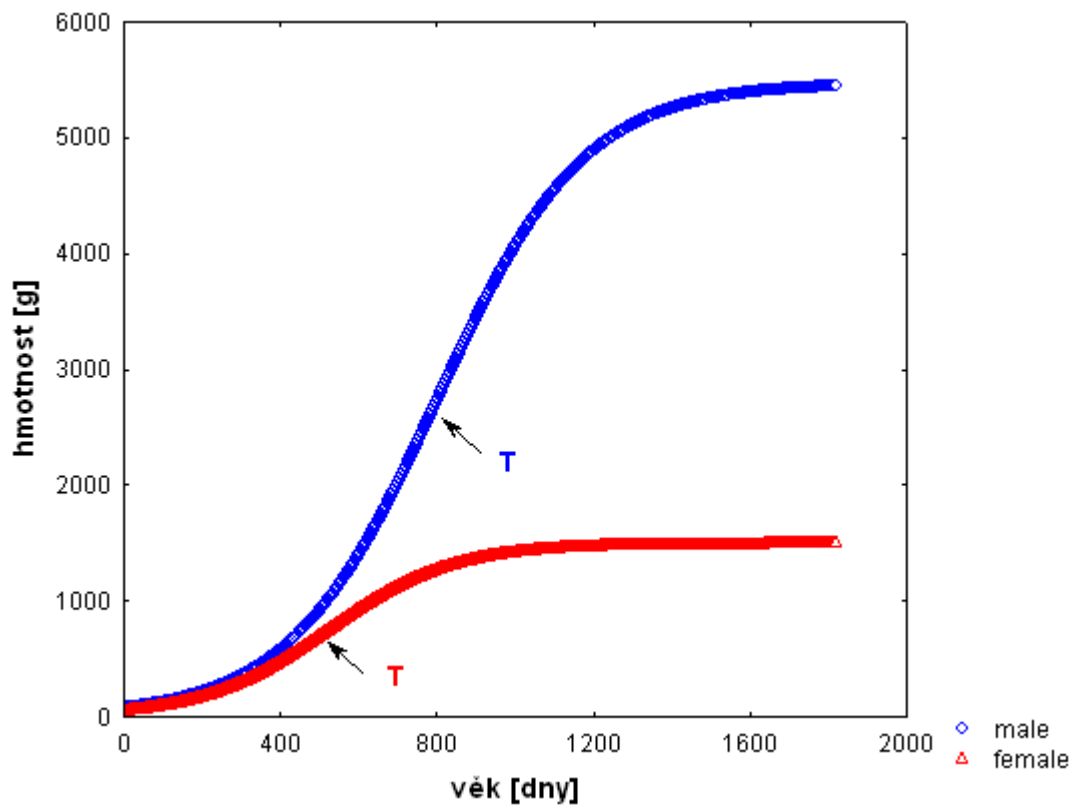
Obr. 18. Hmotnostní růstové křivky pro všechny samice, $a = 1498$ g, $K = 0,006245$ g/den, $T = 524$ dní; $r^2 = 0,940$

Jak je vidět z grafů, samci varana mangrovového směřují k mnohem vyšší asymptotické hmotnosti téměř 5,5 kg než samice 1,5 kg (Obr. 19). To vyústí ve velmi nápadný pohlavní dimorfismus ve velikosti. Samci i samice rostou téměř stejnou růstovou rychlostí. Samec ve svém růstu pokračuje déle, svůj růst zpomaluje až kolem osmistého dne na rozdíl od samic, které zpomalují již po 524 dni.



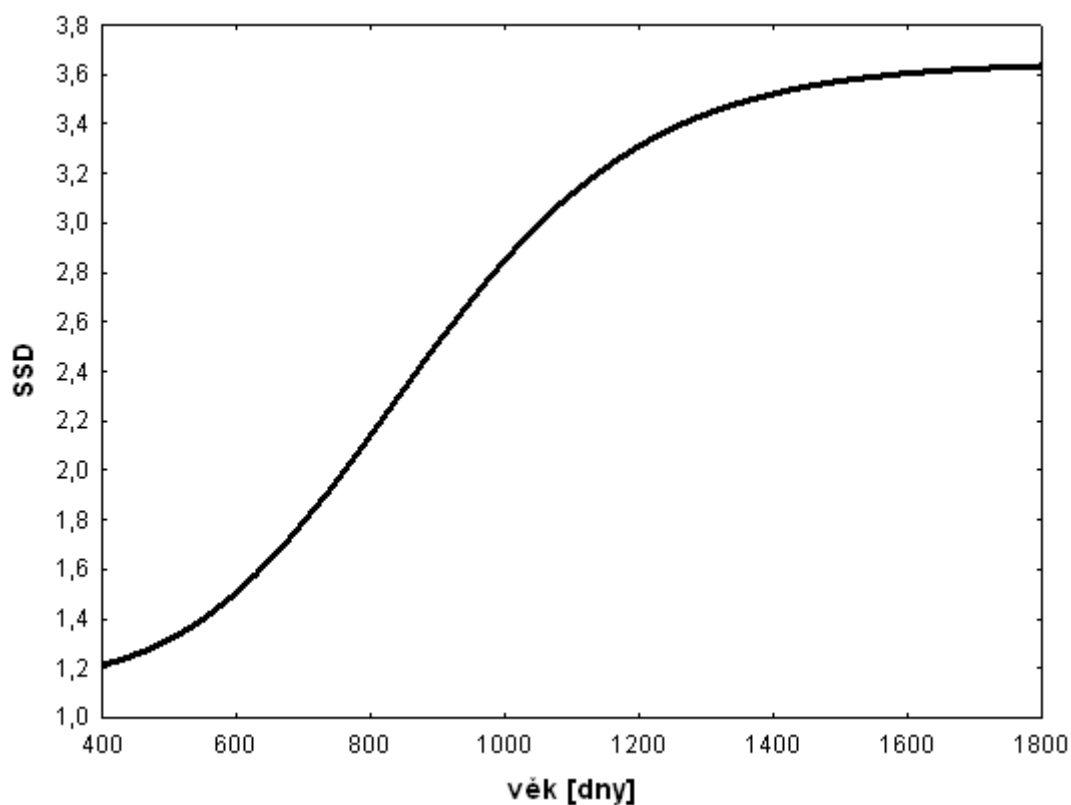
Obr. 19. Hodnoty asymptotické hmotnosti pro samice a samce, dimorfismus ve velikosti

Váhy předpovězeny modelem logistické křivky jsme si dále vynesli do jednoho grafu pro samce a samice v závislosti na stáří. Zde je dobře patrné, že samci pokračují v růstu po významně delší dobu než samice (Obr. 20)



Obr. 20. Samčí a samičí hmotnost odhadnutá pomocí logistické křivky. Vyznačen inflexní bod. Křivky byly extrapolovány za rozpětí našich dat

Na základě těchto zjištění jsme si vynesli model pohlavního dimorfismu, jako poměr hmotnosti samců a samic, spočítané z růstových křivek, v závislosti na stáří (Obr. 21). Protože se porodní hmotnost ani růstová rychlost u samců a samic téměř neliší, jsou varani v hmotnosti nedimorfní až do doby, kdy křivka samic dosáhne inflexního bodu. Poté míra dimorfismu strmě roste až doby, kdy samci zpomalí svůj růst.



Obr. 21. Model ontogeneze pohlavního dimorfismu předpovězen logistickou růstovou křivkou

6 Pohlavní dospívání varana mangrovového

6.1 Úvod

Měření a vážení jsme se rozhodli doplnit o pozorování změn chování během pohlavního dospívání varanů mangrovových. To probíhalo cca jednou za čtvrt roku tak, že zvířata měla možnost na krátkou dobu sociálního kontaktu. Během dyadických interakcí se postupně potkávali samci se samci; samice se samicemi a nakonec samec se samicí. Předpokladem bylo, že v době, kdy zvířata pohlavně dospějí, by mělo mezi samci začít docházet k rituálním soubojům, a mezi samci a samicemi k páření. Tyto údaje by nám mohly osvětlit, v jaké době během ontogeneze tyto varani dospívají.

6.2 Materiál a metodika

Pro pozorování sociálních interakcí během dospívání varana mangrovového bylo použito všech 35 zvířat od stáří půl roku, z toho 22 samců a 13 samic (Tabulka 13).

Tabulka 13. Počet varanů a poměr pohlaví pro pozorování sociálních interakcí

	samec	samice
1. snůška	7	5
2. snůška	5	2
3. snůška	4	3
4. snůška	6	3
celkem	22	13

V pokusu byli vždy dva jedinci. Z počátku, kdy jsem ještě neměla určené pohlaví, byly dvojice náhodné, ovšem vždy přibližně o stejné hmotnosti. Po určení pohlaví šli do pokusu vždy nejdříve samci se samci (opět jsem se snažila o vyrovnanou hmotnost). Následně byly v pokusu dvě samice. A nakonec samec se samicí. Vše probíhalo v prostoru o rozměrech 100 x 100 x 130 cm (délka x výška x hloubka). Nejprve byl každý varan umístěn samostatně pod papírovou krabici a ponechán 5 min uklidnit (Obr. 22). Poté byly krabice opatrně odstraněny (Obr. 23). Celá interakce byla natáčena na digitální videokameru. Pokus probíhal obvykle 10 min. Jednotlivé série pokusů byly opakovány každé tři měsíce. Po každém pokusu byly v aréně vyměněny kartony ze dna a umyta přední skleněná stěna. Zbytek arény nebylo bohužel možné zbavit pachové stopy. Pokud došlo k souboji, zvířata byla od sebe ihned

oddělena. Při námluvách či páření byl pokus prodloužen na potřebnou dobu, nejdéle však dvě hodiny.



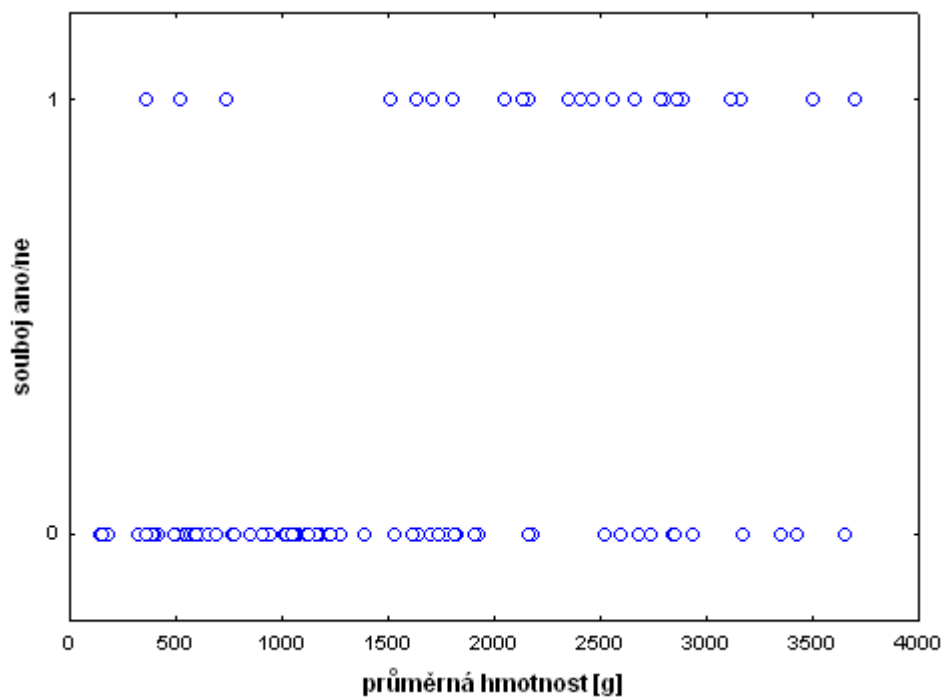
Obr. 22. Varani se nechali před pokusem pět minut uklidnit pod krabicí



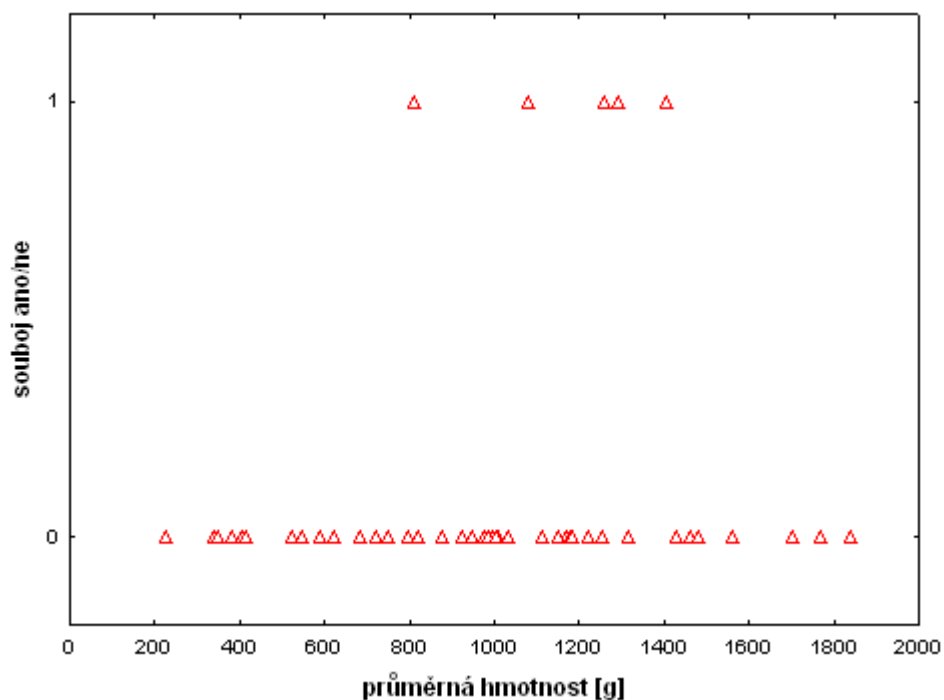
Obr. 23. Dyadické interakce

6.3 Výsledky

Celkem bylo natočeno 266 sociálních interakcí, z toho 99 krát se setkali dva samci, 44 krát dvě samice a 123 krát samec se samicí. K souboji mezi samci došlo ve 25 případech (Obr. 24), mezi samicemi v 7 (Obr. 25).



Obr. 24. Výskyt soubojů mezi samci v závislosti na průměrné hmotnosti dvojice



Obr. 25. Výskyt soubojů mezi samicemi v závislosti na průměrné hmotnosti dvojice

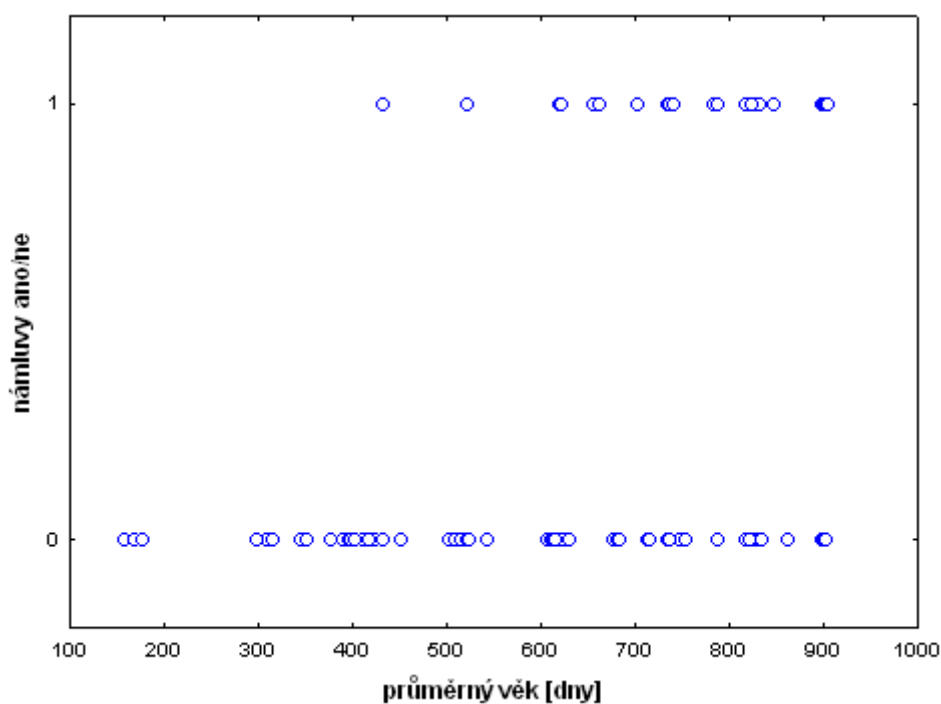
Zkusili jsme otestovat, zda při soubojích samců záleží na hmotnosti jedince, který je agresorem. Wilcoxonovým a znamínkovým testem jsme zjistili, že souboj signifikantně začíná větší jedinec z dvojice, a to ve 22 případech (Tabulka 14).

Tabulka 14. Wilcoxonův a znamínkový test signifikantně prokázal, že souboj začíná větší samec

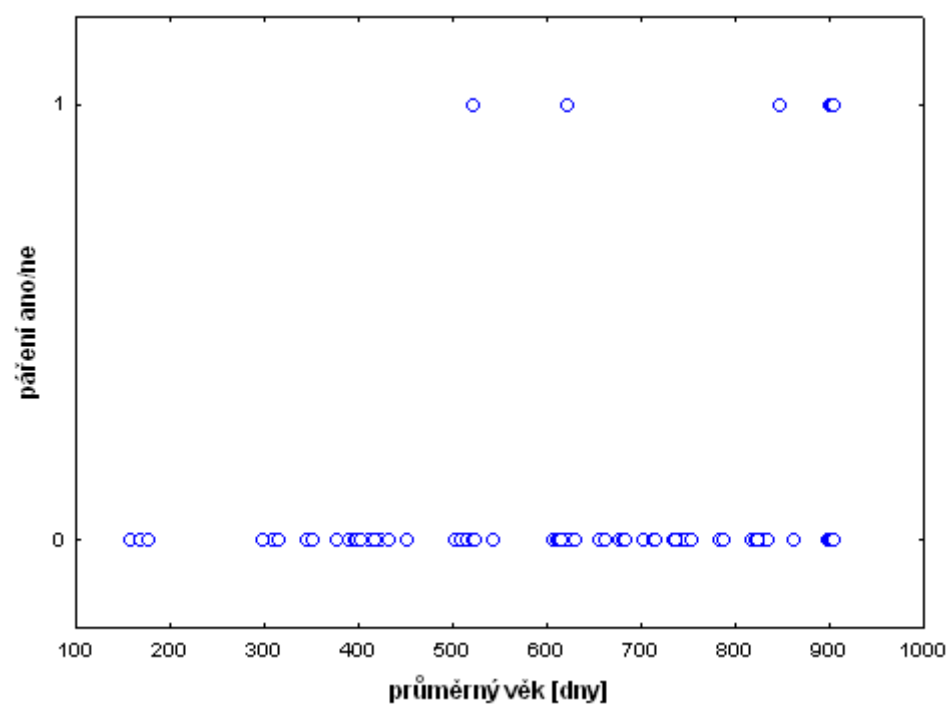
	Valid	T	Z	p
AgresW & VictimW	29	85,00	2,87	0,0042

	No. of	Percent	Z	P
AgresW & VictimW	29	24,14	2,60	0,0093

Námluvy probíhaly ve 34 případech (Obr. 26), poprvé k nim začalo docházet ve stáří 431 dní. K následnému páření došlo 6 krát, poprvé ve stáří 522 dní (Obr. 27).



Obr. 26. Výskyt námluv v závislosti na průměrném věku dvojice



Obr. 27. Výskyt páření v závislosti na průměrném věku dvojice

7 Obecná diskuze

Ačkoliv je skupina Varanidae předmětem mnoha vědeckých studií, zahrnujících oblasti porovnávání velikosti a morfologie (Thompson & Withers 1997), fyziologie (Clemente et al. 2009a,b), life-history (Thompson & Pianka 2001) či behaviorálních aspektů (Schuett et al. 2009), není toho příliš známo o vzniku dimorfismu a průběhu ontogeneze těchto zvířat. Pokud vím, nebylo dosud přesvědčivě prokázáno, zda se již dimorfni líhnou či se dimorfismus objevuje až v pozdějším věku a dále čím je způsoben.

V práci přiložené v příloze 2 jsme srovnávací studií literárních údajů vysvětlili SSD u varanů pomocí Renchova pravidla a tedy větší druhy jsou dimorfnější než druhy malé. Dimorfismus tedy v evoluční perspektivě nějak souvisí s celkovou velikostí těla. Z tohoto pohledu bylo zajímavé srovnat závislost dimorfismu a tvaru na velikosti během ontogenetického vývoje.

Z naší studie vyplývá, že tělo varana mangrovového lze rozdělit na tři okruhy: hlavu, tělo a nohy. Každý tento okruh roste alometricky k ostatním. Na základě morfometrického měření 19ti rozměrů na těle se samci od samic dají ve vyšším věku rozpoznat. A to především na základě rozměrů břicha (DEX) a délky „paží“ (2H), avšak je nutno poznamenat, že dochází k jistému překryvu.

Přínosem však je, že se nám podařilo objevit nový rozměr na těle varanů, a to délku „paží“ zahrnující i hrudník, který dosud nikdo takto nepoužil pro rozlišení pohlaví. Rozměr 2H je u samců relativně větší než u samic. Tento fakt podporuje naši hypotézu, že by zvětšování tohoto rozměru mohlo být ovlivněno pohlavním výběrem a pohlaví by se v něm mohla lišit. Samec s většíma předními končetinami a mohutnějším hrudníkem bude vítězit v rituálních soubojích, zvyšovat touto cestou svůj reprodukční úspěch a předávat daný znak svým potomkům. Myslím, že by stálo za uvažování dále zmíněný rozměr používat a vyzkoušet jej i na dalších druzích varanů.

Je však nutné podotknout, že zvířata, na kterých byly rozměry měřeny, byla v kondici a celý život měla umožněno 100% růst díky ad libitum krmení. Zároveň byla celý život vyvarována vnitrodruhové i mezidruhové kompetici, predaci a podobným vlivům, které jsou v přírodě jistě velkým tlakem na zvířata. Je pravděpodobné, že ne všechna zvířata v přírodě mají možnost takto růst, a proto u nich nemusí dojít k tak nápadnému vyjádření pohlavního dimorfismu ve tvaru těla, který je spojen s velikostí těla. Proto tato technika určování pohlaví nemusí být v terénu 100% spolehlivá a opět ji doporučuji, jako mnozí přede mnou, zkombinovat s jinými metodami určování pohlaví.

Dále naším sledováním ontogeneze varanů mangrovových od juvenilních jedinců až po pohlavně dospělá zvířata se nám podařilo zachytit velikou část ontogeneze těchto ještěřů. Z našich výsledků vyplývá, že se tato zvířata líhnou nedimorfni. Jejich růst je stejně rychlý u samců i samic. Samice rostou dle našeho modelu až do 524 dne stejně jako samci. Zde však svůj růst zpomalují a jejich asymptotická hmotnost, ke které směřují, je mnohem menší než u samců, a to necelých 1500 gramů. Takovouto kratší dobu růstu samic by bylo možné vykládat jako nepřímý důkaz, že velikost samic je více omezována. Možná proto, že musí přepnout z investice v růst do investice v rozmnožování. Oproti tomu samci se nemusejí vzdávat růstu kvůli rozmnožování, protože jejich přímá investice do reprodukce je mnohem menší než u samic. Tomu odpovídají i naše výsledky, kdy samci ještě dlouho po zpomalení růstu samic pokračují v rychlém příbytku na hmotnosti směřujícímu k asymptotické hmotnosti necelých 5,5 kg. Pro samce je výhodné hodně vyrůst, protože jim to zvýší pravděpodobnost výhry v rituálních soubojích. Zde je výhodou být větší, protože větší obvykle i vyhrává (McCoid & Hensley 1991; Horn et al. 1994). Svůj růst samci zpomalují od osmistého dne.

Rozdílná délka růstu u varana mangrovového by mohla být v souladu doprovázena rozdílem v načasování pohlavního dospění, neboli pohlavním bimaturationem, který byl prokázán např. u anolisů (Stamps & Krishnan 1997). Jediná informace o pohlavním dospívání u tohoto varana vychází ze studie divoké populace na ostrově Guam v souostroví Mariany. Ta uvádí, že pohlavní dospělost je u samců dosahována průměrně při SVL 320 mm a u samic 275 mm (Wikramanayake & Dryden 1988). Naši varani dosáhli této délky ve stáří 464 dní u samců a 379 u samic, tj. dlouho před inflexním bodem logistické křivky. Tak brzké dospění lze podpořit pozorovaným pářením během dyadických interakcí. Umožnili jsme našim zvířatům krátké střetnutí, právě pro možnost zaznamenat první náznaky reprodukčního chování. První námluvy jsem zaznamenala ve stáří 431 dní a páření v 522 dnech. Bohužel tyto potkávací pokusy jsou poznamenány tím, že samice nemusely být zrovna v období, kdy se chtějí pářit. K tomu ultrazvukové vyšetření břišní dutiny samic odhalilo zralé folikuly či vajíčka již ve stáří 506 dní, bohužel dříve jsme možnost tohoto vyšetření neměli. První snůška neoplozených vajíček byla zachycena ve stáří 578 dní. Opět je však možné, že některé snůšky nebyly zaznamenány, protože samice je mnohdy požirají. Začátek pohlavní aktivity našich samic se tedy shoduje s inflexním bodem růstových křivek. Avšak nelze automaticky spojovat, že zpomalení růstu samic je následkem převedení investic do reprodukce. Kauzalita tohoto jevu by mohla být i opačná, tedy že redukce investic do růstu umožňuje začátek reprodukce (Kubička & Kratochvíl 2009).

První souboje samců se objevily velmi brzy, již ve 296 a 344 dnech. Mám ovšem podezření, že tyto dva záznamy byly ovlivněny velmi nervózní povahou daných jedinců. Dále se souboje s pravidelností odehrávaly od stáří 452 dní, což se nápadně shoduje s odhadovanou dobou pohlavního dospívání. Zjistili jsme, že souboj obvykle vyprovokuje větší samec. Musím však upozornit, že ke konci období pokusů byly možná sociální interakce mezi samci ovlivněny habituací. Při pozorování zvířat jsem měla pocit, že se samci postupně naučili, že k souboji nemusí vůbec dojít. Každý si zabral jeden kout arény a vystačili si s výhružnými postoji.

Může být namítáno, že se naše výsledky studia ontogeneze spoléhají na předpoklad, že růst varana mangrovového lze modelovat pomocí logistické rovnice růstu. Zároveň byl růst sledován pouze do necelých tří let věku. Varani jsou poměrně dlouhověká zvířata, například varan nilský může žít až 15 let (de Buffrénil & Hémery 2002). Pro ověření kvality odhadu logistické křivky růstu jsme použili údaje o hmotnosti rodičů a strýce (bratr otce) experimentálních zvířat. Samci byli dle chovu v pražské zoologické zahradě starší než 17 let, samice dosáhla v době vážení stáří 9 let. Tato zvířata by měla tedy již jistě být dorostlá do velikosti blízké asymptotické hmotnosti. Hmotnost matky (2160 g) byla o 23% větší než náš odhad pro samice (1664 g). Hmotnost otce (4960 g) a jeho bratra (7920 g) byla v průměru o 22,3% větší než náš odhad pro samce (5007 g). Zdá se, že naše odhady asymptotických hmotností jsou trochu podceněny, což může být bráno jako zpochybnění správnosti modelu či jako výsledek nechtěného hromadění tukových zásob u již nerostoucích zvířat. Druhá možnost může být podpořena skutečností, že oba samci měli přes rozdílnou hmotnost téměř stejnou SVL (645 vs. 630 mm). Váhový rozdíl byl tedy dán pouze jejich okamžitou kondicí.

8 Závěr

- pohlaví varanů lze na základě morfometrického měření určit, nejlepšími diskriminačními rozměry jsou velikost břicha DEX a rozpětí paží 2H
- mláďata varanů mangrovových se líhnou nedimorfní
- rychlost růstu je u samců i samic srovnatelná
- asymptotická hmotnost, ke které směřují samci je třikrát větší než asymptotická hmotnost samic
- samci pokračují ještě dlouho v růstu poté, co samice svůj růst zpomalí, tím lze vysvětlit vznik dimorfismu
- tyto varani jsou schopni velmi rychlého růstu a pohlavního dospění již v roce a půl života, kdy se začnou věnovat reprodukčnímu chování a rituálním soubojům

9 Literatura

- Abouheif, E. & Fairbairn, D. J. 1997.** A comparative analysis of allometry for sexual size dimorphism: assessing Rensch's rule. *The American Naturalist*, **149**, 540-562.
- Abrams, P. A., Leimar, O., Nylin, S. & Wiklund, C. 1996.** The effect of flexible growth rates on optimal sizes and development times in seasonal environment. *The American Naturalist*, **147**, 381-395.
- Aleksiuk, M. & Gregory, P. T. 1974.** Regulation of seasonal mating behavior in *Thamnophis sirtalis parietalis*. *Copeia*, **3**, 681-689.
- Andersson, M. 1994.** *Sexual selection*. Princeton(NJ): Princeton University Press, 599 pp.
- Anderson, R. A. & Vitt, L. J. 1990.** Sexual selection versus alternative causes of sexual dimorphism in teiid lizards. *Oecologia*, **84**, 145-157.
- Andrews, H. V. 1995.** Sexual maturation in *Varanus salvator* (Laurenti, 1768), with notes on growth and reproduction. *Herpetological Journal*, **5**, 189-194
- Arak, A. 1988.** Sexual dimorphism in body size: a model and test. *Evolution*, **42**, 820-825.
- Ast, J. C. 2001.** Mitochondrial DNA evidence and evolution in Varanoidea (Squamata). *Cladistics*, **17**, 211-226.
- Atkinson, D. 1994.** Temperature and organism size - a biological law for ectotherms? *Advances in Ecological Research*, **25**, 1-58.
- Auffenberg, W. 1981a.** *Behavioural ecology of the Komodo monitor*. University of Florida. Gainesville, 406 pp.
- Auffenberg, W. 1981b.** Combat behaviour in *Varanus bengalensis* (Sauria: Varanidae). *Journal of the Bombay Natural History Society*, **78**, 54-72.
- Auffenberg, W. 1988.** *Gray's monitor lizard*. University of Florida, Gainesville, 419 pp.
- Banks, M. J. & Thompson, D. J. 1985.** Lifetime mating success in the damselfly *Coenagrion puella*. *Animal Behaviour*, **33**, 1175-1183.
- Bartholomew, G. A. & Tucker, V. A. 1964.** Size, body temperature, thermal conductance, oxygen consumption, and heart rate in Australian varanid lizards. *Physiological Zoology*, **37**, 341-354.
- Baverstock, P. R., King, D., King, M., Birrell, J. & Krieg M. 1993.** The evolution of species of the Varanidae: Microcomplement fixation analysis of serum albumins. *Australian Journal of Zoology*, **41**, 621-638.
- Becker, H. O. 1991.** The lung morphology of *Varanus yemenensis* and its bearing on the systematics of the Afro-Asian monitor radiation. *Mertensiella*, **2**, 29-37.

- Bennett, A. F. 1973.** Blood physiology and oxygen transport during activity in two lizards, *Varanus gouldii* and *Sauromalus hispidus*. *Comparative Biochemistry and Physiology*, **46A**, 673-690.
- Bennett, D. 1995.** *A little book of monitor lizards*, Aberdeed: Viper Press, 208pp.
- Bernardo, J. 1993.** Determinants of maturation in animals. *Trends in Ecology and Evolution*, **8**, 166-173.
- von Bertalanffy, L. 1957.** Quantitative laws for metabolism and growth. *The Quarterly Review of Biology*, **32**, 217-231.
- Bisazza, A. 1993.** Male competition, female mate choice and sexual size dimorphism in Poeciliid fishes. *Marine Behaviour and Physiology*, **23**, 257-286.
- Blanckenhorn, W. U. 2000.** The evolution of body size: What keeps organisms small? *The Quarterly Review of Biology*, **75**, 385-407.
- Blanckenhorn, W. U. 2005.** Behavioral causes and consequences of sexual size dimorphism. *Ethology*, **111**, 977-1016.
- Blanckenhorn, W. U., Preziosi, R. F. & Fairbairn, D. J. 1995.** Time and energy constraints and the evolution of sexual size dimorphism - to eat or to mate? *Evolutionary Ecology*, **9**, 369-381.
- Blob, R. W. 2000.** Interspecific scaling of the hindlimb skeleton in lizards, crocodilians, felids and canids: does limb bone shape correlate with limb posture? *Journal of Zoology*, **250**, 507-531.
- Böhme, W. 1988.** Zur genitalmorphologie der Savria; Functionelle und stammesgeschichtliche aspekte. *Bonner Zoologische Beiträge*, **40**, 27-56.
- Böhme, W. 1995.** Hemiclitoris discovered: a fully differentiated erectile structure in female monitor lizards (*Varanus spp.*)(*Reptilia:Varanidae*). *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, **33(3-4)**, 129-132.
- Böhme, W., Horn, H.-G. & Ziegler, T. 1994.** Zur taxonomie der Pazifikwarane (*Varanus indicus*-Komplex): revalidierung von *Varanus doreanus* mit beschreibung einer neuen unterart. *Salamandra*, **30(2)**, 119-142.
- Braña, F. 1996.** Sexual dimorphism in lacertid lizards: male head increase vs. female abdomen increase? *Oikos*, **75**, 511-523.
- Brandenburg, T. 1983.** *Monitors in the Indo-Australian archipelago*. Leiden: Brill.
- Branch, W. R. 1982.** Hemipeneal morphology of platynotan lizards. *Journal of Herpetology*, **16**, 16-38.

- de Buffrénil, V. & Hémery, G. 2002.** Variation in longevity, growth, and morphology in exploited Nile monitors (*Varanus niloticus*) from Sahelian Africa. *Journal of Herpetology*, **36**(3), 419-426.
- de Buffrénil V, Ineich I, Böhme W. 2004.** Comparative data on epiphyseal development in the family Varanidae. *Journal of Herpetology*, **37**(3), 533-543.
- de Buffrénil V, Houssaye A, Böhme W. 2008.** Bone vascular supply in monitor lizards (Squamata: Varanidae): Influence of size, growth, and phylogeny. *Journal of Morphology*, **269**, 533-543.
- Card, W. & Kluge, A. G. 1995.** Hemipeneal skeleton and varanid systematics. *Journal of Herpetology*, **29**, 275-280.
- Censky, E. J. 1997.** Female mate choice in the non-territorial lizard *Ameiva plei* (Teiidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **40**, 221-225.
- Clemente, C. J., Thompson, G. G. & Withers, P. C. 2009a.** Evolutionary relationships of sprint speed in Australian varanid lizards. *Journal of Zoology*, **278**, 270-280.
- Clemente, C. J., Withers, P. C. & Thompson, G. G. 2009b.** Metabolic rate and endurance capacity in Australian varanid lizards (Squamata: Varanidae: *Varanus*). *Biological Journal of the Linnean Society*, **97**, 664-676.
- Clutton-Brock, T. H., Albon, S. D. & Guinness, F. E. 1985.** Parental investment and sex differences in juvenile mortality in birds and mammals. *Nature*, **313**, 131-133.
- Cogger, H. G. & Heatwole, H. 1981.** The Australian reptiles: Origins, biogeography, distribution patterns and island evolution. *Ecological Biogeography of Australia*, 1331-1373.
- Cooper, W. E. & Vitt, L. J. 1993.** Female mate choice of large male broad-headed skinks. *Animal Behaviour*, **45**, 683-693.
- Cox, R. M., Skelly, S. L. & John-Alder, H. B. 2003.** A comparative test of adaptive hypothesis for sexual size dimorphism in lizards. *Evolution*, **57**, 1653-1669.
- Darwin, C. 1859.** *The origin of species by means of natural selection*. John Murray, London, 672 pp.
- Darwin, C. 1871.** *The descent of man and selection in relation to sex*. John Murray, London, 475 pp.
- Earley, R. L., Attum, O. & Eason, P. 2002.** Varanid combat: perspectives from game theory. *Amphibia-Reptilia*, **23**, 469-485.

- Fairbairn, D. J. 1997.** Allometry for sexual size dimorphism: pattern and process in the coevolution of body size in males and females. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **28**, 659-687.
- Fitch, A. J., Goodman, A. E. & Donnellan, S. C. 2006.** A molecular phylogeny of the Australian monitor lizards (Squamata: Varanidae) inferred from mitochondrial DNA sequences. *Australian Journal of Zoology*, **54**, 253-269.
- Flannery, T. 1993.** The case of the missing meat eaters. *Natural History*, **102**, 40-45.
- Flugi, A. 1990.** Bericht über die haltung und nachzucht des Storr'schen Zwergwarans (*Varanus storri* Mertens, 1966). *Herpetofauna*, **12**, 31-34.
- Fry, B. G., Vidal, N., Norman, J. A., Vonk, F. J., Scheib, H., Ramja, S. F. R., Kuruppu, S., Fung, K., Hedges, S. B., Richardson, M. K., Hodgson, W. C., Ignjatovic, V., Summerhayes, R. & Kochva, E. 2006.** Early evolution of the venom system in lizards and snakes. *Nature*, **439**, 584-588.
- Full, R. J., Zuccarello, D. & Tullis, A. 1990.** Effect of variation in form on the cost of terrestrial locomotion. *Journal of Experimental Biology*, **150**, 233-246.
- Fuller, S., Baverstock, P. & King, D. R. 1998.** Biogeographic origins of goannas (Varanidae): A molecular perspective. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **9**, 294-307.
- Gibbons, J. W., Semlitsch, R. D., Greene, J. L. & Schubauer, J. P. 1981.** Variation in age and size at maturity of the slider turtle (*Pseudemys scripta*). *The American Naturalist*, **117**, 841-845.
- Gould, G. C. & MacFadden, B. J. 2004.** Gigantism, dwarfism and Cope's rule: "Nothing in evolution makes sense without a phylogeny". *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **285**, 219-237.
- Hecht, M. 1975.** The morphology and relationships of the largest known terrestrial lizard, *Megalania prisca* Owen, from the pleistocene of Australia. *Proceeding of the Royal Society of Victoria*, **87**, 239-250.
- Hoffstetter, R. 1968.** Présence de Varanidae (Reptilia: Sauria) dans le Miocène de Catalogne. Considérations sur l'histoire de la famille. *Bulletin du Muséum National d'histoire Naturelle*, **40**, 1051-1064.
- Horn, H. -G. 1985.** Beiträge zum verhalten von waranen: die ritualekämpfe von *Varanus komodoensis* Ouwens, 1912 und *V. semiremex* Peters, 1869 sowie die imponierphasen

- der rituale Kämpfe von *V. timorensis timorensis* (Gray, 1831) und *V. t. similis* Mertens, 1958 (Sauria: Varanidae). *Salamandra*, **21**(2/3), 169-179.
- Horn, H. -G. 1994.** Der rituale Kampf von *Varanus salvator cumingi*. *Herpetofauna*, **16**(92), 27-30.
- Horn, H. -G. & Visser, G. J. 1988.** Freilandbeobachtungen und einige morphometrische Angaben zu *Varanus giganteus* (Gray, 1845). *Salamandra*, **24**, 102-118.
- Horn, H. -G. & Visser G. J. 1991.** Basic data on the biology of monitors. *Mertensiella*, **2**, 176-187.
- Horn, H. -G., Gaulke, M., Böhme, W. 1994.** New data on ritualized combats in monitor lizards (Sauria: Varanidae), with remarks on their function and phylogenetic implications. *Der Zoologische Garten*, **64**(5), 265-280.
- Howard, R. D. 1981.** Sexual dimorphism in bullfrogs. *Ecology*, **62**, 303-310.
- Cheverud, J. M., Dow, M. M. & Leutenegger, W. 1985.** The quantitative assessment of phylogenetic constraints in comparative analyses: sexual dimorphism in body weight among primates. *Evolution*, **39**, 1335-1351.
- Jablonski, D. 1997.** Body size evolution in cretaceous molluscs and the status of Cope's rule. *Nature*, **385**, 250-252.
- Judd, H. L., Bacon, J. P., Rüedi, D., Girard, J. & Benirschke, K. 1977.** Determination of sex in the Komodo dragon, *Varanus komodoensis*. *International Zoo Yearbook*, **17**, 208-209.
- King, M. & King D. R. 1975.** Chromosomal evolution in the lizard genus *Varanus* (Reptilia). *Australian Journal of Biological Science*, **28**, 89-108.
- King, D. & Green, B. 1979.** Notes on diet and reproduction of the sand goanna, *Varanus gouldii rosenbergi*. *Copeia*, **1**, 64-70.
- King, D., King, M. & Baverstock, P. 1991.** A new phylogeny of the Varanidae, *Mertensiella*, **2**, 219-221.
- King R. B., Bittner T. D., Queral-Regil A. & Cline J. H., 1999.** Sexual dimorphism in neonate and adult snakes. *Journal of Zoology*, **247**, 19-28.
- King, D. & Green, B. 1999.** *Goannas: The biology of varanid lizards*. University of New South Wales Press, 116 pp.
- Kingsolver, J. G. & Pfennig, D. W. 2004.** Individual-level selection as a cause of Cope's rule of phyletic size increase. *Evolution*, **58**, 1608-1612.

- Koch, A., Arida, E., Schmitz, A., Böhme, W. & Ziegler, T. 2009.** Refining the polytypic species concept of mangrove monitors (Squamata: *Varanus indicus* group): a new cryptic species from the Talaud Islands, Indonesia, reveals the underestimated diversity of Indo-Australian monitor lizards. *Australian Journal of Zoology*, **57**, 29-40.
- Kozłowski, J. 1992.** Optimal allocation of resources to growth and reproduction: implications for age and size at maturity. *Trends in Ecology and Evolution*, **7**, 15-19.
- Kratochvíl, L., Fokt, M., Reháč, I. & Frynta D. 2003.** Misinterpretation of character scaling: a tale of sexual size dimorphism in body shape of common lizards. *Canadian Journal of Zoology*, **81**, 1112-1117.
- Kubička, L. & Kratochvíl, L. 2009.** First grow, then breed and finally get fat: hierarchical allocation to life-history traits in a lizard with invariant clutch size. *Functional Ecology*, **23(3)**, 595-601.
- Kumazawa, Y. 2007.** Mitochondrial genomes from major lizard families suggest their phylogenetic relationships and ancient radiations, *Gene*, **388**, 19-26.
- Lande, R. 1980.** Sexual dimorphism, sexual selection and adaptation in polygenic characters. *Evolution*, **34**, 292-307.
- LeBas, N. R. & Marshall, N. J. 2000.** The role of colour in signalling and male choice in the agamid lizard *Ctenophorus ornatus*. *Proceeding of the Royal Society of London*, **267**, 445-452.
- Lenk, P., Eidenmueller, B., Staudter, H., Wicker, R. & Wink, M. 2005.** A parthenogenetic *Varanus*. *Amphibia-Reptilia*, **26**, 507-514.
- Losos, J. B. & Green, H. W. 1988.** Ecological and evolutionary implications of diet in monitor lizards. *Biological Journal of Linnean Society*, **35**, 379-407.
- Manrod, J. D., Hartdegen, R. & Burghardt, G. M. 2008.** Rapid solving of a problem apparatus by juvenile black-throated monitor lizard (*Varanus albigularis albigularis*). *Animal Cognition*, **11**, 267-273.
- Mayes, P. J., Bradshaw, S. D. & Bradshaw, F. J. 2005.** Successfully determining the sex of adult *Varanus mertensi* (Reptilia: Varanidae) using a combination of both hemipenile eversion and ratio of androgens: estradiol in plasma. *Annals of the New York Academy of Sciences*, **1040**, 402-405.
- McCoid, M. J. 1993.** Reproductive output in captive and wild mangrove monitors (*Varanus indicus*). *Varanews*, **3(3)**, 4.

- McCoid, M. J. & Hensley, R. A. 1991.** Mating and combat in *Varanus indicus*. *Herpetological Review*, **22**, 16-17.
- McCoid, M. J. & Witteman, G. J. 1993.** *Varanus indicus* diet (mangrove monitor). *Herpetological Review*, **25(2)**, 60-61.
- McCoid, M. J., Hensley, R. A. & Witteman, G. J. 1994.** Factors in the decline of *Varanus indicus* on Guam, Mariana islands. *Herpetological Review*, **25(2)**, 60-61.
- McLain, D. K. 1993.** Cope's rule, sexual selection, and the loss of ecological plasticity. *Oikos*, **68**, 490-500.
- Mosimann, J. 1970.** Size allometry: size and shape variables with characterizations of the lognormal and generalized gamma distributions. *Journal of the American Statistical Association*, **65**, 930-945.
- Murphy, J. B. & Mitchell, L. A. 1974.** Ritualized combat behavior of the pygmy mulga monitor lizard, *Varanus gilleni* (Sauria: Varanidae). *Herpetologica*, **3**, 90-97.
- Murphy, J. C. & Henderson, R. W. 1997:** *Tales of giant snakes: A historical natural history of anakondas and pythons*. Malabar, F.L.: Krieger Publishing Company.
- Neems, R. M., Lazarus, J. & McLachlan, A. J. 1998.** Lifetime reproductive success in a swarming midge: trade-offs and stabilizing selection for male body size. *Behavioral Ecology*, **9**, 279-286.
- Niewiarowski, P. H. & Dunham, A. E. 1994.** The evolution of reproductive effort in squamate reptiles: costs, trade-offs, and assumptions reconsidered. *Evolution*, **48**, 137-145.
- Olsson, M. 1992.** Contest success in relation to size and residency in male sand lizards, *Lacerta agilis*. *Animal Behaviour*, **44**, 386-388.
- Owen-Smith, N. 1993.** Comparative mortality rates of male and female kudus: the costs of sexual size dimorphism. *Journal of Animal Ecology*, **62**, 428-440.
- Owerkowicz, T., Farmer, C. G., Hicks, J. W. & Brainerd, E. L. 1999.** Contribution of gular pumping to lung ventilation in monitor lizards. *Science*, **284**, 1661-1663.
- Peters, R. H. 1983.** *The ecological implications of body size*. Cambridge University Press, Cambridge, U. K. ex **Gould, G. C. & MacFadden, B. J. 2004.** Gigantism, dwarfism and Cope's rule: "Nothing in evolution makes sense without a phylogeny". *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **285**, 219-237.
- Philipp, K. M. 1999.** Niche partitioning of *Varanus doreanus*, *V. indicus* and *V. jobiensis* in Irian Jaya: Preliminary results, *Mertensiella*, **11**, 307-316.

- Pianka, E. R. 1995.** Evolution of body size: Varanid lizards as a model system. *The American Naturalist*, **146**, 398-414.
- Pianka E. R. & Vitt, H. G. 2003.** *Lizards: windows to the evolution of diversity*. University of California Press, New York, 333 pp ex **Manrod, J. D., Hartdegen, R. & Burghardt, G. M. 2008.** Rapid solving of a problem apparatus by juvenile black-throated monitor lizard (*Varanus albigularis albigularis*). *Animal Cognition*, **11**, 267-273.
- Pianka, E. R., King, D. R. & King, R. A. 2004.** *Varanoid lizards of the world*. Indiana University Press, Bloomington, 588 pp.
- Ralls, K. 1976.** Mammals in which females are larger than males. *The Quarterly Review of Biology*, **51**, 245-276.
- Reeve, J. P. & Fairbairn, D. J. 1996.** Sexual size dimorphism as a correlated response to selection on body size: an empirical test of the quantitative genetic model. *Evolution*, **50**, 1927-1938.
- Reiss, M. J. 1989.** *The allometry of growth and reproduction*. Cambridge: Cambridge University Press ex **Blanckenhorn, W. U. 2000.** The evolution of body size: What keeps organisms small? *The Quarterly Review of Biology*, **75**, 385-407.
- Rensch, B. 1959.** *Evolution above the species level*. New York: Columbia University Press ex **Fairbairn, D. J. 1997.** Allometry for sexual size dimorphism: pattern and process in the coevolution of body size in males and females. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **28**, 659-687.
- Ridley, M. & Thompson, D. J. 1979.** Size and mating in *Asellus aquaticus* (Crustacea, Isopoda). *Zeitschrift fur Tierpsychologie*, **51**, 380-397.
- Rivas J. A. a Burghardt G. M. 2001.** Understanding sexual size dimorphism in snakes: wearing the snakes shoes. *Animal Behaviour*, **62**, 1–6.
- Roff, D. A. 1980.** Optimizing development time in seasonal environment: the ups and downs of clinal variation. *Oecologia*, **45**, 202-208.
- Roff, D. A. 1983.** An allocation model of growth and reproduction in fish. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **37**, 1395-1404.
- Ruby, D. E. 1984.** Male breeding success and differential accesss to females in *Anolis carolinensis*. *Herpetologica*, **40**, 272-280.
- Sebens, K. P. 1987.** The ecology of indeterminate growth in animals. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **18**, 371-407.
- Shine, R. 1978.** Sexual size dimorphism and male combat in snakes. *Oecologia*, **33**, 269-277.

- Shine, R. 1980.** "Costs" of reproduction in reptiles. *Oecologia*, **46**, 92-100.
- Shine, R. 1986.** Food, habits, habitats and reproductive biology of four sympatric species of varanid lizards in tropical Australia. *Herpetologica*, **42**, 346-360.
- Shine, R. 1988.** The evolution of large body size in females: a critique of Darwin's "fecundity advantage" model. *The American Naturalist*, **131**, 124-131.
- Shine, R. 1989.** Ecological causes for the evolution of sexual dimorphism: a review of the evidence. *The Quarterly Review of Biology*, **64**, 419-461.
- Shine, R. 1990.** Proximate determinants of sexual differences in adult body size. *The American Naturalist*, **135**, 278-283.
- Shine, R. & Schwarzkopf, L. 1992.** The evolution of reproductive effort in lizards and snakes. *Evolution*, **46**, 62-75.
- Schildger, B. J. 1992.** Zur ultraschalldiagnostik bei reptilien. *Monitor*, **1**, 33-37.
- Schildger, B., Tenhu, H., Kramer, M., Gerwing, M., Kuchling, G., Thompson, G. & Wicker, R. 1999.** Comparative diagnostic imaging of the reproductive tract in monitors-radiology-ultrasonography-coelioscopy, *Mertensiella*, **11**, 193-211.
- Schmidt-Nielsen, K. 1984.** Scaling: Why is animal size so important? Cambridge, Cambridge University Press, 241 pp.
- Schuett, G. W., Reiserer, R. S. & Earley, R. L. 2009.** The evolution of bipedal postures in varanoid lizards. *Biological Journal of the Linnean Society*, **97**, 652-663.
- Smirina, E. M. & Tsellarius, A. Y. 1996.** Aging, longevity and growth of the desert monitor lizard (*Varanus griseus* Daud.). *Russian Journal of Herpetology*, **3**, 130-142.
- Smith, K. K. 1986.** Morphology and function of the tongue and hyoid apparatus in *Varanus* (*Varanidae*, *Lacertilia*). *Journal of Morphology*, **187**, 261-287.
- Smith, G. R., Ballinger, R. E. & Rose, B. R. 1995.** Reproduction in *Sceloporus virgatus* from the Chiricahua mountains of southeastern Arizona with emphasis on annual variation. *Herpetologica*, **51**, 342-349.
- Smith, J. G., Brook, B. W., Griffiths, A. D. & Thompson, G. G. 2007.** Can morphometrics predict sex in Varanids? *Journal of Herpetology*, **41(1)**, 133-140.
- Smith, J. G., Christian, K. & Green, B. 2008.** Physiological ecology of the mangrove-dwelling Varanid *Varanus indicus*. *Physiological and Biochemical Zoology*, **81(5)**, 561-569.
- Stamps, J. A. 1993.** Sexual size dimorphism in species with asymptotic growth after maturity. *Biological Journal of the Linnean Society*, **50**, 123-145.

- Stamps, J. & Krishnan, V. V. 1997.** Sexual bimaturation and sexual size dimorphism in animals with asymptotic growth after maturity. *Evolutionary Ecology*, **11**, 21-39.
- Stamps, J. A., Mangel, M. & Phillips, J. A. 1998.** A new look at relationships between size at maturity and asymptotic size. *The American Naturalist*, **152**, 470-479.
- Stearns, S. C. & Koella, J. C. 1986.** The evolution of phenotypic plasticity in life-history traits: predictions of reaction norms for age and size at maturity. *Evolution*, **40**, 893-914.
- Storr, G. M. 1964.** Some aspects of the geography of australian reptiles. *Senckenbergiana biologica*, **45**, 577-589.
- Sweet, S. & Pianka, E. R. 2003.** The lizard kings. Small monitors roam to the east of an unseen frontier; mammals roam to the west. *Natural History Magazine*, **112(9)**, 40-45.
- Taylor, C. R., Heglund, N. C., McMahon, T. A. & Looney, T. R. 1980.** Energetic cost of generating muscular force during running. *Journal of Experimental Biology*, **86**, 9-18.
- Thompson, G. G. 2002.** The feasibility of using body proportions in Western Australian varanids (*Varanus*) as a method for determining a specimen's sex. *Records of the Western Australian Museum*, **20**, 437-439.
- Thompson, G. G., Withers, P.C. & Thompson, S. A. 1992.** The combat ritual of two monitor lizards, *Varanus caudolineatus* and *Varanus gouldii*. *West Australian Naturalist*, **19**, 21-25.
- Thompson, G. G. & Withers, P. 1997.** Comparative morphology of western australian varanid lizards (Squamata: Varanidae). *Journal of Morphology*, **233**, 127-152.
- Thompson, G. G. & Pianka, E. R. 2001.** Allometry of clutch and neonate sizes in monitor lizards (Varanidae: Varanus). *Copeia*, **2**, 443-458.
- Tilley, S. G. 1968.** Size-fecundity relationships and their evolutionary implications in five desmognathine salamanders. *Evolution*, **22**, 806-816.
- Tokarz, R. R. 1995.** Mate choice in lizards: a review. *Herpetological Monographs*, **9**, 17-40.
- Travis, J. 1989.** The role of optimizing selection in natural populations. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **20**, 279-296
- Trivers, R. L. 2002.** *Natural selection and social theory, selected papers of Robert Trivers*. Oxford University Press, 345 pp.
- Vidal, N. & Hedges, S. B. 2009.** The molecular evolutionary tree of lizards, snakes, and amphisbaenians. *The Comptes Rendus Biologies*, **332**, 129-139.

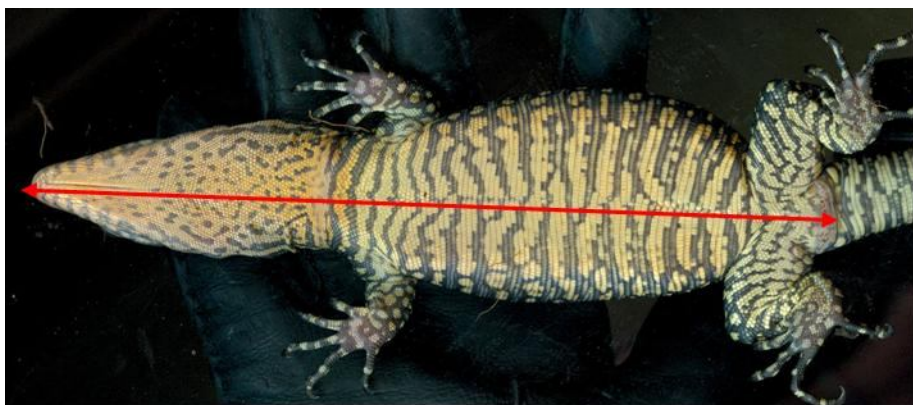
- Watts, P. C., Buley, K. R., Sanderson, S., Boardman, W., Ciofi, C. & Gibson, R. 2006.** Parthenogenesis in Komodo dragons. *Nature*, **444**, 1021-1022.
- Weeks, S. C. 1996.** The hidden cost of reproduction: reduced food intake caused by spatial constraints in the body cavity. *Oikos*, **75**, 345-349.
- Werner, E. E. & Anholt, B. R. 1993.** Ecological consequences of the trade-off between growth and mortality rates mediated by foraging activity. *The American Naturalist*, **142**, 242-272.
- West G. B., Brown J. H. & Enquist B. J. 2001.** A general model for ontogenetic growth. *Nature*, **413**, 628-631.
- Wikelski, M., Carrillo, V. & Trillmich, F. 1997.** Energy limits to body size in a grazing reptile, the Galapagos marine iguana. *Ecology*, **78**, 2204-2217.
- Wikramanayake, E. D. & Dryden, G. L. 1988.** The reproductive ecology of *Varanus indicus* on Guam. *Herpetologica*, **44**, 338-344.
- Wiley, R. H. 1974.** Evolution of social organization and life-history patterns among grouse. *The Quarterly Review of Biology*, **49**, 201-227.
- Williams, G. C. 1966.** *Adaptation and natural selection*. Princeton University Press, Princeton, N. J.
- Shine, R. 1988.** The evolution of large body size in females: a critique of Darwin's "fecundity advantage" model. *The American Naturalist*, **131**, 124-131.
- Wilson, E. O. 1975.** *Sociobiology: The new synthesis*. Harvard University Press, Cambridge, MA, 697 pp.
- Winsor, C. P. 1932.** The Gompertz curve as a growth curve. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **18(1)**, 1-8.
- Wittenberger, J. F. 1979.** A model for delayed reproduction in iteroparous animals. *The American Naturalist*, **114**, 439-446.
- Ziegler, T. & Böhme, W. 1997.** Genitalstrukturen und Paarungsbiologie bei squamaten Reptilien, speziell den Platynota, mit Bemerkungen zur Systematik, *Mertensiella*, **8**, 1-207.
- Ziegler, T., Schmitz, A., Koch, A. & Böhme, W. 2007.** A review of the subgenus *Euprepriosaurus* of *Varanus* (Squamata: Varanidae): morphological and molecular phylogeny, distribution and zoogeography, with an identification key for the members of the *V. indicus* and the *V. prasinus* species groups. *Zootaxa*, **1472**, 1-28.

Zug, G. R., Vitt, L. J. & Caldwell, J. P. 2000. *Herpetology, An introductory biology of amphibians and reptiles*. San Diego: Academic Press, pp 697.

10 Přílohy

10.1 Příloha 1

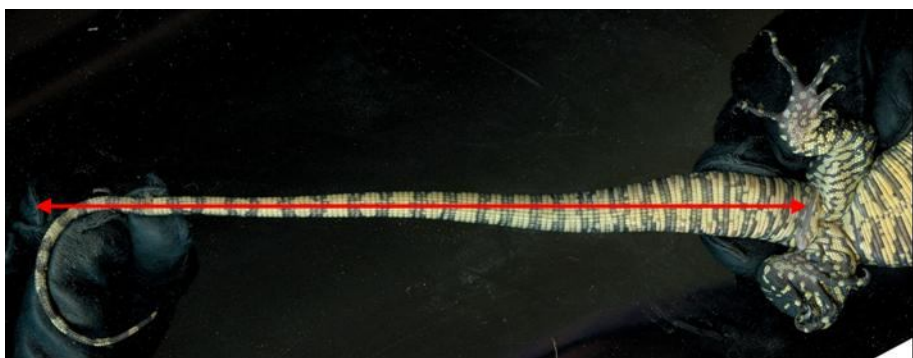
10.1.1 Rozměry na těle



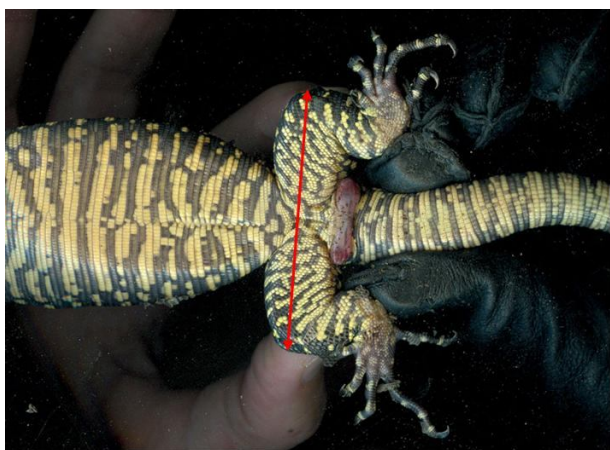
Obr. 28. SVL



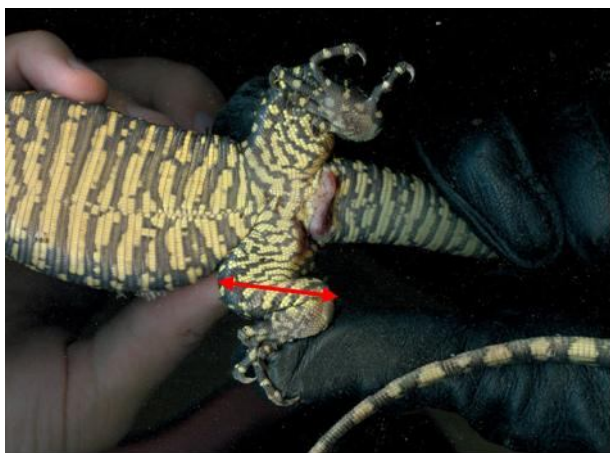
Obr. 29. DEX



Obr. 30. TAIL



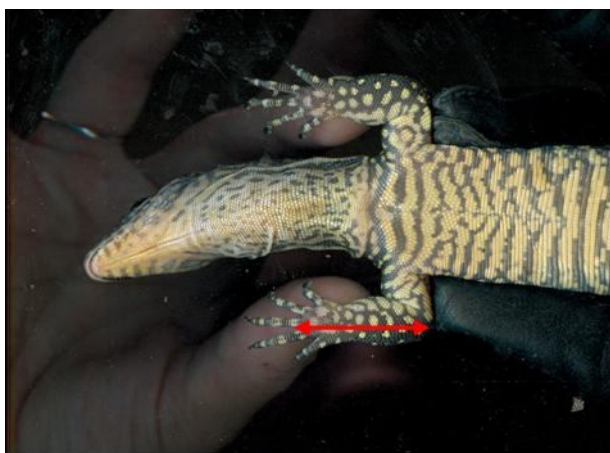
Obr. 31. 2F



Obr. 32. LT/PT

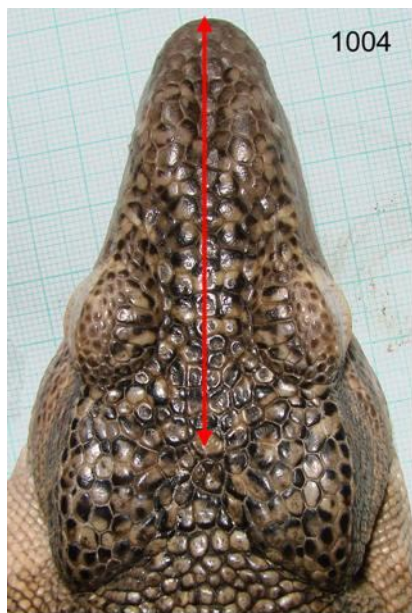


Obr. 33. 2H



Obr. 34. LU/PU

10.1.2 Rozměry na hlavě



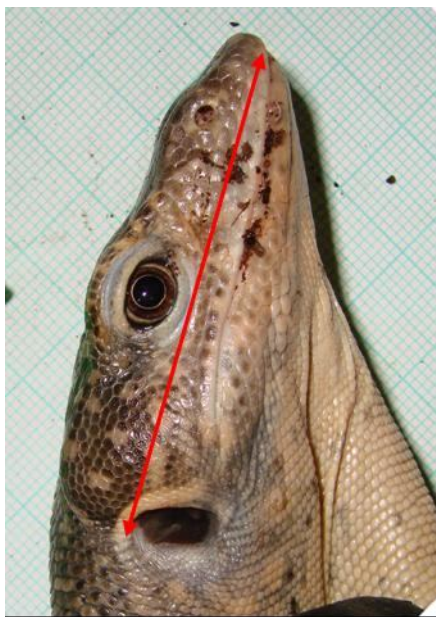
Obr. 35. RP



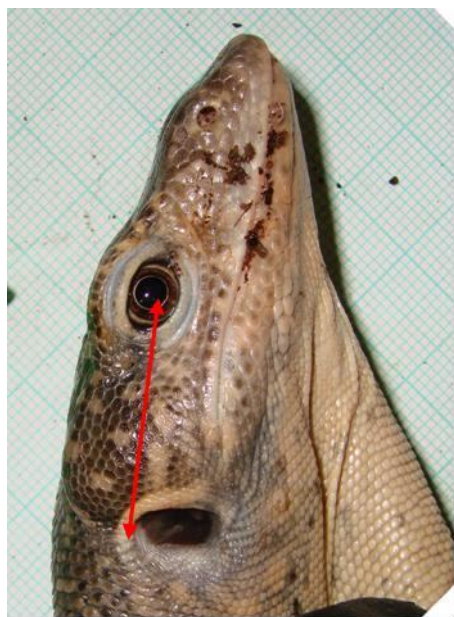
Obr. 36. OO



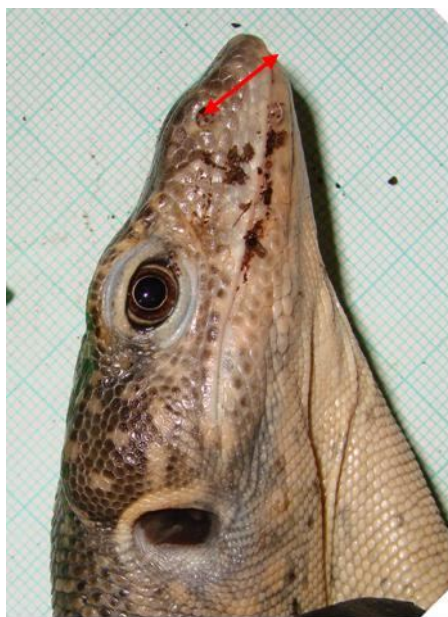
Obr. 37. NN



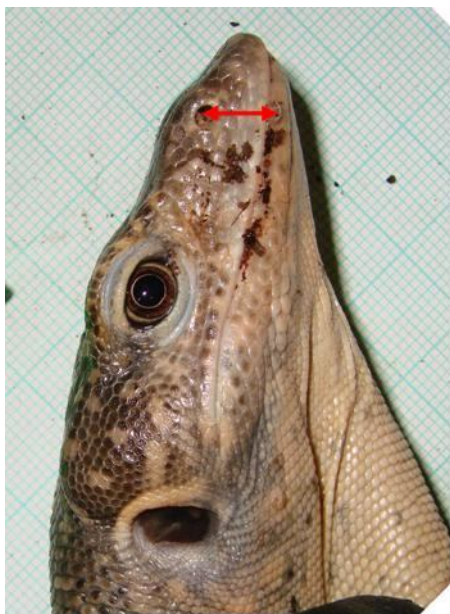
Obr. 38. RU



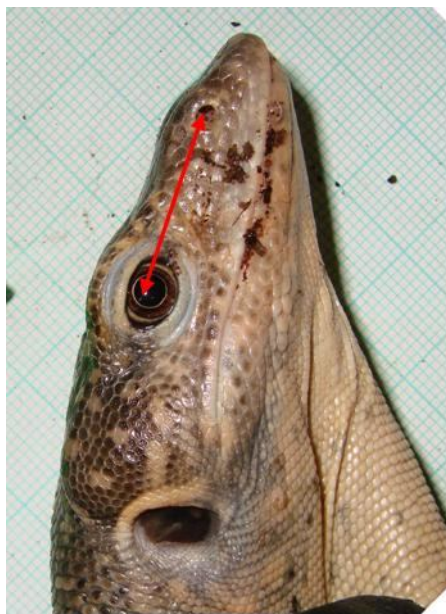
Obr. 39. OU



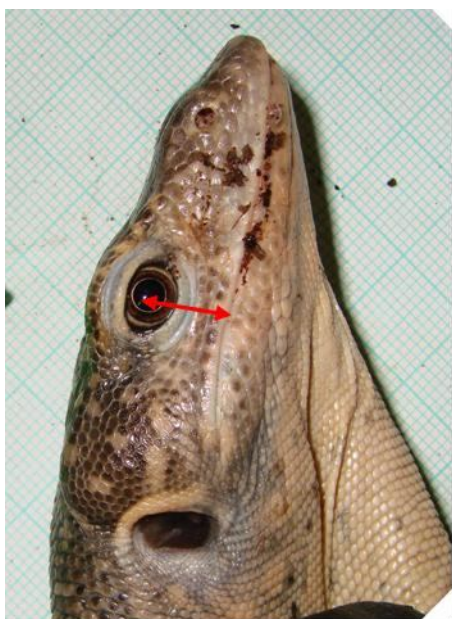
Obr. 40. RN



Obr. 41. H1



Obr. 42. NO



Obr. 43. H2

10.2 Příloha 2

Následující rukopis jako celek výslovně není součástí vlastní diplomové práce. Protože však na tuto práci tématicky i věcně navazuje, je zařazen do přílohy, a to výhradně pro dokreslení širších výsledků diplomového projektu a související publikační činnosti autorky.

Sexual size dimorphism in varanid lizards: confirming Rensch's rule

Petra Frýdlová and Daniel Frynta*

Department of Zoology, Faculty of Science, Charles University in Prague

Viničná 7, CZ-12844 Praha 2, Czech Republic

Phone: +420-221951846, +420-737772867

*Corresponding author. E-mail: frynta@centrum.cz; petra.frydlova@seznam.cz

Abstract

Monitor lizards are a morphologically homogenous group that has been affected by extreme changes of body size during their evolutionary history resulting in 14 fold differences among body size of recent species. Here, we analysed patterns of sexual size dimorphism (SSD) in this reptilian group. For this purpose, we adopted data concerning maximum and/or mean male and female snout-vent lengths in 42 species of monitor lizards from literary sources and supplemented it by those measured in zoos. There was a wide scale of SSD from nearly monomorphic species belonging mostly to the subgenus *Odatria* and *Prasinus* group of the *Euprepriosaurus* to apparently male-larger taxa. The variable best explaining SSD was the body size itself; the larger the species the higher its SSD is. This pattern agrees with currently discussed Rensch's rule, claiming that the relationship between male and female body size is hyperallometric. All our estimates of reduced major axis regression slopes of this relationship range from 1.132 to 1.155. These estimates are significantly higher than one, thus unequivocally corroborate the validity of Rensch's rule in this reptilian group.

In spite of our expectation that variation in SSD can be alternatively explained by variables reflecting strength of sexual selection (presence of male combat), fecundity selection (e.g., clutch size and mass) and/or proximate ecological factors (habitat type), none of these variables had consistent effects on SSD, especially when the data was adjusted to phylogenetic dependence and/or body size.

Key words: allometry – body size – Varanidae – monitor lizards – evolution of SSD – Rensch's rule – sexual selection – fecundity selection

Introduction

In many animal taxa, conspecific males and females differ in their body size. This phenomenon, referred to as sexual size dimorphism (SSD), has attracted considerable research effort since Darwin (1871). Recently, special attention has been paid to the relationship between SSD and body size (e.g., Abouheif & Fairbairn, 1997; Fairbairn, 1997; Weckerly, 1998; Colwell, 2000; Smith & Cheverud, 2002; Dale *et al.*, 2007; Székely, Lislevand & Figuerola, 2007; Lindenfors, Gittleman & Jones, 2007). It was repeatedly demonstrated in various groups of animals that the relationship between male and female body size is not usually isometric. The slope of this allometric relationship usually exceeds one, which means larger species tend to exhibit higher ratios of male to female body size than smaller species do. This enigmatic empirical relationship is consistent with the hypothesis that the evolution of the female body size is more constrained than that of the male size (Fairbairn, 1997, 2007) and it is currently referred to as Rensch's rule (Abouheif & Fairbairn, 1997; referring to Rensch, 1950, 1959). It is still a matter of discussion whether Rensch's rule is applicable exclusively to male-larger or also to female-larger taxa (e.g., Fairbairn, 1997; Webb & Freckleton, 2007). In reptiles, Rensch's rule was proved in predominantly (or at least partially) male-larger taxa as e.g., eublepharid (Kratochvíl & Frynta, 2002, 2007), agamid, iguanid and anguid lizards, colubrid and elapid snakes, kinosternid and batagurid turtles (Cox, Butler & John-Alder, 2007) and one clade of emydid turtles (Stephens & Wiens, 2009). In contrast, no support was found for female-larger dwarf chameleons of the genus *Bradypodion* (Stuart-Fox, 2009), the other lineage of emydid turtles (Stephens & Wiens, 2009) and some other taxa.

Rensch's rule is not necessarily mutually exclusive with further discussed specific hypotheses explaining evolution of SSD (Fairbairn, 1997); however, it is more general and should be considered first. Two principal selective pressures affecting the direction and magnitude of SSD are discussed frequently. These are sexual selection favouring large males which are more likely to become winners of combats, and natural selection for large female size favouring "big mothers" able to produce more numerous or better offspring (for reviews see, e.g., Andersson, 1994; Blanckenhorn, 2005). Consequently, in a comparative study covering 302 species of lizards (Cox, Skelly & John-Alder, 2003), male territoriality and clutch size were reported as the best predictors of SSD, but explained only 16% of its overall variation.

Monitor lizards of the family Varanidae are extremely variable in body size. Komodo dragons (*Varanus komodoensis*), representing the biggest extant saurian, are about

14 times longer and even 4,118 times heavier than the smallest species *V.brevicauda* (Pianka, King & King, 2004). That is why varanids are the traditional model for studies tracing evolution of body size itself (Pianka 1995; Pianka 2004), as well as those examining scaling of morphological, physiological (Clemente 2006; Clemente, Withers & Thompson, 2009a, b), behavioural (Schuett *et al.*, 2009) and life-history (Thompson & Pianka, 2001) variables to body size. Suitability of this model for such analysis is further enhanced by surprising morphological uniformity of varanids contrasting with long evolutionary history of their divergence (Fuller, Baverstock & King, 1998; Jennings & Pianka, 2004). Scaling of body segments and long bones obviously follows almost the same allometric rules throughout the entire group (Christian & Garland, 1996; Packard & Boardman, 2009).

Unlike in other lizard families, field morphological determination of sex is difficult (Gaulke, 1997; Thompson, 2002; Smith *et al.*, 2007) and sometimes reliable results can be obtained exclusively by dissection, endoscopy, ultrasonographic imaging (Schildger *et al.*, 1999; Horn, 2004) and/or hormonal analyses (Mayes, Bradshaw & Bradshaw, 2005). Consequently, field studies frequently report measurements with no reference to sex of the examined individuals. This reduces the dataset available for comparative purposes. In contrast to extensive effort devoted to comparative studies of varanid lizards, only limited attention has been paid to comparative studies of SSD. Recently, Cox *et al.* (2007) analysed SSD in principal groups of reptiles and demonstrated that besides Iguania, varanids belong to the most sexually dimorphic groups of lizards. They also performed tests for Rensch's rule, confirmed general tendency of lizard families to follow this rule, but failed to prove this statistically in the case of most examined groups including monitor lizards. Nevertheless, this analysis was limited to 17 varanid species and the effect of phylogeny was not considered.

The aims of this paper were (1) to examine SSD patterns within the family Varanidae; (2) to test the consistency of allometric relationships between male and female body size with Rensch's rule; (3) to examine relationships between SSD and main life history as well as ecological traits; and (4) to discuss possible explanations for the observed patterns of SSD.

Materials and Methods

We gathered data on adult snout-vent length (SVL) in males and females of monitor lizards from literature (35 sources, see Appendix 1). Moreover, to complement this data we measured 47 specimens belonging to 7 species in collections of Czech zoos: Praha (2 specimens of *V.beccari*, 6 *V.melinus*, 3 *V.prasinus*, 2 *V.salvadorii*), Plzeň (9 *V.beccari*,

2 *V.boehmei*, 6 *V.macrei*, 6 *V.prasinus*), Dvůr Králové (2 *V.salvadorii*) and private breeders (9 *V.exanthematicus*). Altogether, relevant records for maximum and/or mean SVL of each sex were available for 43 species (42 and 36 taxa for maximum and mean values, respectively) of 71 species the family Varanidae, which are currently recognized (Böhme, 2003; Jennings & Pianka, 2004, Tiger Reptile Database 2009); three geographic subspecies of *V. griseus* with distinct morphology and extensive geographic ranges were arbitrarily treated as full species).

It is important to note that the vast majority of the 28 species with missing data are island endemics and/or taxa that were recognized only recently (Böhme, 2003). The most of these species belong to the subgenera *Euprepriosaurus* (14 species; *bogerti*, *cerambonensis*, *doreanus*, *finschi*, *juxtindicus*, *keithornei*, *kordensis*, *lirungensis*, *rainerguentheri*, *reisingeri*, *spinulosus*, *telenesetes*, *yuwonoi*, *zugorum*), *Soterosaurus* (3 species; *cumingi*, *nuchalis*, *togianus*), *Philippinosaurus* (*mabitang*), and *Polydaedelus* (*ornatus*). As a rule, they are highly similar to their closest relatives included in the analyses, both phenotypically and genetically (Ziegler *et al.*, 2007, Koch *et al.*, 2009). The remaining nine missing species belong to the subgenera *Empagusia* (*nebulosus*, *rudicollis*) and *Odatia* (*auffenbergi*, *baritji*, *kingorum*, *pilbarensis*, *primordius*, *similis*, *timorensis*).

We selected SVL as a measure of body size because this trait does not depend on actual body condition as a body weight. Moreover, SVL can be easily and reliably measured not only in living but also in museum specimens.

Natural log-transformed values were used in the estimation of interspecific allometries of male and female SVL. For regression slope estimations, we employed a reduced major axis regression (RMA) model since it accounts for error in the independent variable (McArdle, 1988). Calculations of RMA regression parameters and its confidence intervals (computed both by linear and bootstrapping methods) were computed using RMA version 1.14b (Bohonak, 2002). Deviations from the isometric relationship were considered significant if the expected isometric slope (equal to 1 in our case) fell outside the 95% CI of the estimated slope.

Sexual size dimorphism (SSD) was expressed by Lovich & Gibbons ratio (Lovich & Gibbons, 1992) and computed as follows: male SVL / female SVL for male-larger species; 2- female SVL / male SVL for female-larger species. The results remained virtually unchanged when the Lovich & Gibbons ratios were replaced by the natural logarithm of the weight ratios (Smith & Cheverud, 2002). Because of that, there is no need to present both calculations in the Results section.

Beside female SVLs, we adopted following explanatory variables: (1) clutch size, (2) egg mass, (3) clutch mass, (4) relative tail length (calculated as the length of the tail / SVL; note: In the case of this variable, the ontogenetic integrity of the entire body plan prevents statistical problems otherwise associated with the use of ratios suffering from multiplication of errors in both original variables, (5) arboreality, (6) semiaquatic habitat, (7) humidity of the habitat (aimed to reflect productivity and trophic richness of the habitat; coded as follows: desert and/or semi-desert 1, savannas 2, bush and/or mesic 3, tropical forest 4, semiaquatic 5) and (8) presence/absence of male combat. The data concerning life-history variables (1-3) were gathered from various literary sources (see electronic Appendix 2). Relative tail length was mostly adopted from Bedford & Christian (1996), Koch *et al.* (2007) and the sources already used for SVLs (Appendix 1). Habitat type (variables 5-7) was excerpted from Pianka *et al.* (2004) and Swan (2008).

The variables 1-3 were naturally log-transformed to improve normality of its statistical distribution. In addition, we regressed SSD as well as the explanatory variables to log-transformed female SVL and the resulting residuals were treated as size corrected variables.

In addition to the explanatory variables available for most of the studied species, we introduced two physiological variables (VO_2 max at 35°C per gram of body weight and VO_2 std at 35°C per gram of body weight) adopted from Clemente *et al.* (2009b).

We calculated correlations, least square and RMA regression coefficients for relationships between SSD and each of the explanatory variables using multiple regression subroutine of STATISTICA, version 6.0 (StatSoft Inc., 2001).

Because of shared phylogeny among more closely related taxa, species data are not statistically independent (Harvey & Pagel, 1991). Thus, in addition to traditional correlation analyses treating species data as data points, we carried out phylogenetically controlled analysis by the independent contrast method (Felsenstein, 1985). For the purpose of this analysis we used a phylogenetic tree (see Fig. 1) compiled from recent papers dealing with molecular phylogenies (Ast, 2001; Fitch, Goodman & Donnellan, 2006; Ziegler *et al.*, 2007). Where phylogenetic information was missing or equivocal, we resolved the tree in accordance with the conventional taxonomy and/or geographic proximity of the populations (e.g., within the subgenus *Psammosaurus*). The independent contrasts of log-transformed male and female body weight were computed using COMPARE version 4.6b software (Martins, 2004). Since the corresponding estimations were not available, all branch lengths were set to 1. Thus, in contrasts analyses, we assumed the punctuation model of evolution.

The diagnostic proposed by Garland, Harvey & Ives (1992) revealed that the contrasts were appropriately standardized. Because the data concerning sexed monitor lizards are scarce, we were unable to incorporate data on all species of Varanidae. However, simulations show that independent contrasts (see below) can be robust to incomplete taxon sampling (Ackerly, 2000; but see Lindenfors & Tullberg, 2006).

In order to test Rensch's rule we computed RMA slopes of the relationship between contrasts in male versus female SVLs. Independent contrasts in SSD were regressed against corresponding contrasts in male and female SVLs (to assess if evolutionary changes in SSD are more associated with changes in male or female size) and the explanatory variables. Moreover, residuals from regression of contrasts in particular variables on contrasts in female SVL were further used as size adjusted variables. All regression analyses based on independent contrasts scores were constrained to pass through the origin.

Results

Among examined varanid species, SVL_{max} ranged from 100 mm in male *V.brevicauda* up to 1540 mm in male *V.komodoensis*. The corresponding values of SVL_{mean} were 89 and 1153 mm. Maximum and mean values were closely correlated: $r^2 = 97.9\%$ and 97.2% for males and females, respectively.

SSD_{max} computed as LG ratios from maximum male and female SVL varied within the range 0.878 in *V. mertensi* to 1.494 in *V.salvator* (median = 1.150), and correlated closely ($r^2 = 69.2\%$; $SSD_{max} = 0.172 + 0.881 \cdot SSD_{mean}$) with SSD_{mean} computed from mean values of SVL (SSD_{mean} : median = 1.098, range 0.875-1.322; Appendix 1). Species with low SSD estimates tend to be clustered in certain phylogenetic lineages, especially within the subgenus *Odatia* and within *Prasinus* group of the subgenus *Euprepisaurus* (Fig. 1).

RMA revealed a significant hyperallometric relationship between male and female SVL. The allometric slopes were 1.146 (95%CI_{linear}: 1.088-1.204; 99%CI_{bootstrap}: 1.094-1.201) for SVL_{max} and 1.145 (95%CI_{linear}: 1.093-1.197; 99%CI_{bootstrap}: 1.092-1.215) for SVL_{mean} . The slopes remained almost the same and significantly higher than 1, when original values were replaced by independent contrasts to avoid phylogenetic dependence of data points (RMA slope for SVL_{max} = 1.132; 95%CI 1.034-1.230; slope for SVL_{mean} = 1.155; 95%CI 1.066-1.243; Fig 2; for details see Table 1).

Independent contrasts in SSD were a bit more closely associated with those in log-transformed male body size ($r^2 = 27.4\%$, $P = 0.0004$, and $r^2 = 38.9\%$, $P < 0.0001$, for

SVL_{max} and SVL_{mean}, respectively) than female body size ($r^2 = 7.4\%$, $P = 0.0863$, and $r^2 = 18.6\%$, $P = 0.0087$, for SVL_{max} and SVL_{mean}, respectively).

Plot of original data (Fig. 3) demonstrates that SSD was positively associated with log-transformed SVL. SSDs were also positively correlated with other explanatory variables increasing with female body size (only results concerning SSD_{max} are further mentioned; see Table 2), i.e., egg mass ($r^2 = 38.4\%$), clutch size (28.3%) and clutch mass (45.9%). Nevertheless, significance of these correlations disappeared when the variables were size-adjusted: $r^2 = 0.7\%$ ($P = 0.6123$), 6.5% ($P = 0.1288$) and 10.4% ($P = 0.0516$), respectively. No significant relationship (at $\alpha = 0.05$) was found between original and size adjusted SSD_{max} and tail size (Spearman $R = -0.116$ and -0.077 , respectively), humidity of habitat (0.136 and -0.079), presence of male combat (0.008 and -0.058), arboreal (-0.258 and -0.181) and semiaquatic (0.213 and 0.071) habits.

In order to verify the above conclusions, we carried out an analysis, in which the original variables were adjusted to phylogenetic dependence of the species data. The results remained virtually unchanged and only egg mass ($n = 36$, $R^2 = 13.6\%$, LS slope = 0.066, $P = 0.0249$), clutch size ($R^2 = 12.1\%$, LS slope = 0.079, $P = 0.0353$) and clutch mass ($R^2 = 17.5\%$, LS slope = 0.049, $P = 0.0100$) were significantly correlated with SSD (the above statistics refer to SSD_{max}). When examined, independent contrasts were adjusted to contrasts in female SVL to remove the effect of size itself SSD has not remained associated with any of the explanatory variables. Moreover, we found no significant correlation between size adjusted independent contrasts of SSD_{max} and metabolic rates at 35° C (VO₂ max: $n = 14$, $\beta = -0.223$, $P = 0.4243$; VO₂ std: $n = 15$, $\beta = 0.372$, $P = 0.1562$).

Discussion

Our results suggest that SSD in monitor lizards is not closely associated with any explanatory variable except body size itself. Similar results reported Cox et al. (2003), who analysed adaptive hypotheses for SSD in lizards based on extensive dataset covering 302 species including seven varanids. Although they proved the effects of some traits associated with both sexual selection and fecundity, the observed effect sizes were too small to provide a reliable explanation of the observed pattern of SSD.

In contrast to the rest of the examined variables, body size is a reliable predictor of SSD in monitor lizards irrespective of the measure of SSD (maximum SVL versus mean SVL) and computation method (conventional versus phylogenetically informed).

This finding supports Rensch's rule that was previously proved in several other reptilian groups (Kratochvíl & Frynta, 2002, 2007; Cox et al., 2007; Stephens & Wiens, 2009). Allometric relationships between SSD and body size conforming Rensch's rule were found in many taxa of animals, which differ considerably in almost every variable explaining SSD within some of these particular taxa. Thus, a high level of generality seems to be an important attribute of Rensch's rule. It is, however, just an empirical relationship that provides no mechanistic explanation how the predicted pattern of allometric relationship between male and female body size is achieved.

We found that changes in SSD are a bit more closely associated with changes in body size of males than with those of females. This confirms the view that agreement with Rensch's rule is due to selective forces affecting predominantly male body size. In many taxa, SSD is maintained by the advantage of large males over smaller ones in aggressive interactions (Fairbairn, 2007). In most species of monitor lizards, encounters between males frequently escalate to ritualized but strong and risky combats (Earley, Attum & Eason, 2002). Because fighting success increases sharply with body size of the male (McCoid & Hensley, 1991; Horn, Gaulke & Böhme, 1994), intrasexual component of sexual selection provides the most intuitive explanation for male-larger SSD in this group. In spite of this, we found no clear association between SSD and presence/absence of combat. Nevertheless, it cannot be excluded that presence/absence coding of combat is not sensitive enough to detect this relationship.

Theoretically, low relative maternal investment (scaled to body size, body reserves, metabolism or volume of abdominal cavity) in larger females may relax the reproductive advantage of a "big mother" and thus result in a pattern of SSD following Rensch's rule. In accord with this hypothesis, Thompson & Pianka (2001) reported a slightly hypoallometric relationship between clutch mass and maximum body length of unsexed individuals of the species (slopes 2.43 and 2.34 for wild and captive clutch mass, respectively). Nevertheless, because maximum body size is achieved usually by males, the slope of SSD allometry is inherently included in this relationship and the resulting slope is a little bit underestimated. Our estimate of the RMA slope computed from independent contrasts (2.91) was not significantly different from 3, the value corresponding to the isometric relationship between three dimensional (weight) and linear measurement (female SVL_{max}). Such a relationship was previously reported also in other lizard taxa (Kratochvíl & Frynta, 2006). Moreover, the observed slope is only slightly higher than that theoretically predicted for metabolic rates (2.75); empirical slopes of allometric relationship between VO_2

max and VO_2 std and body mass reported by Clemente et al. (2009b) are 0.74 and 0.86-0.88, respectively (this roughly corresponds to 2.74 and 2.86-2.88 for scaling to the linear measurement). Thus, we still have no evidence for fecundity related explanations of Rensch's rule in monitor lizards.

The above discussed interpretations and the methodology of comparative studies (including this one) are based on the assumption that the opposing selective forces differentially affecting male and female size are responsible for the observed between-species pattern of SSD in monitor lizards. Nevertheless, adult body size is also regularly affected by phenotypic plasticity (sensu West-Eberhard, 2003) and proximate causes of SSD should be considered in addition to those relying on the opposing selection. There is an ontogenetic perspective suggesting that SSD may be “an incidental consequence of sexual dimorphism in growth, which may in turn result from fundamental sexual differences in physiology, behaviour, ecology and reproductive investment” (Cox et al., 2003). Male-larger SSD may appear when males continue to grow after sexual maturity, while adult females preferentially allocate energetic gains to the production of eggs rather than to the growth of the body. This putative mechanism emphasised by Cox et al. (2003) is also applicable to monitor lizards (e.g., Frýdlová & Frynta unpublished results). Theoretically, if females do not entirely and irreversibly stop their linear growth at the time of the first reproduction event, high energy intake may allow continuation of the growth. Although this precondition remained to be proven in varanids, we hypothesised that female growth is more constrained in species living in poor arid habitats than in those rich of food resources (e.g., semiaquatic or wet). Contrary to expectation, we failed to prove any relationship between habitat type and SSD.

Not only food intake, but also growth rate itself can limit the ability to achieve maximum body size of the species. In this respect, findings of de Buffrénil, Houssaye & Böhme (2008) who studied morphology of vascular supply of long bones in 20 species of monitor lizards are crucial. They concluded that the exclusive presence of vascular canals in larger species (over 398-460 mm SVL) can be attributed to high growth rates rather than large body size itself. Species without vascular canals in bone cortices and thus supposedly lacking reduced growth rates belong exclusively to the subgenus *Odatria* and the *Prasinus* lineage of the subgenus *Euprepriosaurus*, i.e., groups showing also a clear tendency to the reduced SSD. Although the number and distribution of taxa examined by de Buffrénil, Houssaye & Böhme (2008) do not permit quantitative comparison with our dataset, this apparent congruence is worthy of interest.

Another fundamental contribution of classical morphology to our understanding of SSD in monitor lizards is finding violating universality of the indeterminate growth (de Buffrénil, Ieich & Böhme, 2004). These authors examined the presence of metaphyseal plates in adults that reach individual body lengths close to the maximum of their species. In 9 out of 25 examined species of varanids and gila monsters, primary and secondary ossification centres were fused suggesting irreversible arrest of growth. Except *V. varius*, these species with apparently determinate growth are of small body size and belong to the subgenera *Odatria* (*V. caudolineatus*, *V. gilleni*, *V. glebopalma*, *V. mitchelli*, *V. storri*, *V. timorensis*, *V. tristis*) or *Euprepriosaurus* (*V. prasinus*). Obviously, determinate growth has evolved repeatedly within varanids. Its appearance may be viewed as an easily available mechanism how to optimize growth patterns and to attain predefined body size rather than as an event disrupting continuity of body size evolution in the studied group.

Determinate growth may be interpreted as a mechanism that adjusts body size and stabilizes SSD against the late influence of environmental factors. On the other hand, such a proximate cause cannot explain SSD from evolutionary perspective. We can speculate that there was rather inverse causality - the evolution of small body size reduced the need for continuous growth throughout the life span and thus allowed the appearance of determinate growth.

In conclusion, this study is the first one unequivocally corroborating the validity of Rensch's rule to monitor lizards. Nevertheless, we failed to attribute this agreement to any partial ecological factor and thus causes of this phenomenon still call for further examination.

Acknowledgements

We thank Petr Velenský, Nataša Velenská, and Ivan Reháč from Prague zoo, Tomáš Jirásek, Jan Konáš and Jiří Trávníček from Zoo Plzeň, Pavel Moucha and Dana Holečková from Zoo Dvůr Králové, and Luděk Pokorný for providing measurements of their breeding stock. We also thank Holger Preuschoft, Robert Mendyk, Hans-Georg Horn, Maren Gaulke, Wolfgang Böhme and Vivian de Buffrénil for providing essential literature. We are grateful to Fritz Rickhoff and Silvie Lišková who kindly improved the English. The project was supported by the Grant Agency of the Czech Academy of Sciences (projects No. IAA611410 and IAA 601410803).

References

- Abouheif E, Fairbairn DJ. 1997. A comparative analysis of allometry for sexual size dimorphism: assessing Rensch's rule. *The American Naturalist* 149: 540-562.
- Ackerly DD. 2000. Taxon sampling, correlated evolution, and independent contrasts. *Evolution* 54: 1480-1492.
- Andersson M. 1994. *Sexual selection*. Princeton: Princeton University Press.
- Aplin KP, Fitch AJ, King DJ. 2006. A new species of *Varanus* Merrem (Squamata: Varanidae) from the Pilbara region of Western Australia, with observations on sexual dimorphism in closely related species. *Zootaxa* 1313:1-38.
- Ast JC. 2001. Mitochondrial DNA evidence and evolution in Varanoidea (Squamata). *Cladistics* 17: 211-226.
- Auffenberg W. 1981. *The behavioral ecology of the Komodo monitor*. Gainesville, Fla.: University presses of Florida.
- Auffenberg W. 1988. *Gray's monitor lizard*. Gainesville, Fla.: University presses of Florida.
- Auffenberg W, Rahman H, Iffat F. 1987. A study of *Varanus flavescens* (Hardwicke & Gray) (Sauria: Varanidae). *Journal of Bombay natural history society* 86: 286-307.
- Auffenberg W, Rehman H, Iffat F, Perveen Z. 1988. Notes on the biology of *Varanus griseus koniecznyi*. *Journal of Bombay natural history society* 87:26-36.
- Auffenberg W, Arain QN, Khurshid N. 1991. Preferred habitat, home range and movement patterns of *Varanus bengalensis* in southern Pakistan. *Mertensiella* 2:7-28.
- Bedford GS, Christian KA, 1996. Tail morphology related to habitat of varanid lizards and some other reptiles. *Amphibia-reptilia* 17:131-140.
- Bennett D. 2000. *Notes on Varanus salvator marmoratus on Polillo island, Philippines*, ed. D. Bennett, 29-32. Aberdeen: Viper press.
- Blamires SJ. 2004. Habitat preferences of coastal goannas (*Varanus panoptes*): Are they exploiters of sea turtle nests at Fog bay, Australia. *Copeia* 2004(2):370-377.
- Blanckenhorn WU. 2005. Behavioral causes and consequences of sexual size dimorphism. *Ethology* 111: 977-1916.
- Bohonak AJ. 2002. RMA software for reduced major axis regression. Version 1.14b. <http://www.bio.sdsu.edu/pub/andy/rma.html>
- Böhme W. 2003. Checklist of the living lizards of the world (family Varanidae). *Zoologische Verhandelingen* 341:3-43.

Böhme W, Jacobs H. 2001. *Varanus macraei* sp. n., eine neue Waranart der *V. prasinus*-gruppe aus West Irian, Indonesien. *Herpetofauna* 23(133):5-10.

de Buffrénil V, Chabanet C, Castanet J. 1993. Données préliminaires sur la taille, la croissance et la longévité du varan du Nil (*Varanus niloticus*) dans la région du lac Tchad. *Canadian journal of zoology* 72: 262-273

de Buffrénil V, Ineich I, Böhme W. 2004. Comparative data on epiphyseal development in the family Varanidae. *Journal of herpetology* 37(3):533-543.

de Buffrénil V, Houssaye A, Böhme W. 2008. Bone vascular supply in monitor lizards (Squamata: Varanidae): Influence of size, growth, and phylogeny. *Journal of morphology* 269: 533-543.

Carter DB. 1999. Reproductive cycle of the Lace monitor *Varanus varius*. *Mertensiella* 11:129-135.

Case TJ, Schwaner TD. 1993. Island/mainland body size differences in Australian varanid lizards. *Oecologia* 94:102-109.

Christian A, Garland T. 1996. Scaling of limb proportions in monitor lizards (Squamata: Varanidae). *Journal of Herpetology* 30(2):219-230.

Clemente CJ. 2006. *Evolution of locomotion in Australian varanid lizards (Reptilia: Squamata: Varanidae): ecomorphological and ecophysiological considerations*. PhD: University of Western Australia.

Clemente CJ, Thompson GG, Withers PC. 2009a. Evolutionary relationships of sprint speed in Australian varanid lizards. *Journal of Zoology* 278: 270-280.

Clemente CJ, Withers PC, Thompson GG. 2009b. Metabolic rate and endurance capacity in Australian varanid lizards (Squamata: Varanidae: *Varanus*). *Biological Journal of the Linnean Society* 97:664-676.

Colwell RK. 2000. Rensch's rule crosses the line: convergent allometry of sexual size dimorphism in hummingbirds and flower mites. *The American Naturalist* 156: 495-510.

Cox RM, Skelly SL, John-Alder HB. 2003: A comparative test of adaptive hypotheses for sexual size dimorphism in lizards. *Evolution* 57(7):1653-1669.

Cox RM, Butler MA, John-Alder HB. 2007. The evolution of sexual size dimorphism in reptiles. In: Fairbairn D, Székely T, Blanckenhorn W, eds. *Sex, size and gender roles*. New York: Oxford University Press, 38-49.

Dale J, Dunn PO, Figuerola J, Lislevand T, Székely T, Whittingham LA. 2007. Sexual selection explains Rensch's rule of allometry for sexual size dimorphism. *Proceeding of the Royal Society of London Series B, Biological Sciences* 274:2971-2979.

Darwin C. 1871. *The descent of man, and selection in relation to sex*. London: John Murray.

Earley RL, Attum O, Eason P. 2002. Varanid combat: perspectives from game theory. *Amphibia-Reptilia* 23:469-485.

Fairbairn DJ. 1997. Allometry for sexual size dimorphism: pattern and process in the coevolution of body size in males and females. *Annual Review of Ecology and Systematics* 28:659-687.

Fairbairn DJ. 2007. Introduction: the enigma of sexual size dimorphism. In: Fairbairn DJ, Székely T, Blanckenhorn W, eds. *Sex, size and gender roles*. New York: Oxford University Press, 1-15.

Felsenstein J. 1985. Phylogenies and the comparative method. *The American Naturalist* 125:1-15.

Fitch AJ, Goodman AE, Donnellan SC. 2006. A molecular phylogeny of the Australian monitor lizards (Squamata: Varanidae) inferred from mitochondrial DNA sequences. *Australian journal of Zoology* 54:253-269.

Fuller S, Baverstock P, King D. 1998. Biogeographic origins of Goannas (Varanidae): a molecular perspective. *Molecular phylogenetics and evolution* 9(2):294-307.

Garland T, Harvey PH, Ives AR. 1992. Procedures for the analysis of comparative data using phylogenetically independent contrasts. *Systematic Biology* 41:18-32.

Gaulke M. 1997. Sex determination of monitor lizards in the field-a review of methods. *Hamadryad* 22:28-31.

Harvey PH, Pagel MD. 1991. *The comparative method in evolutionary biology*. New York: Oxford University Press

Heger NA, Heger TG. 2007. Behavior, ecology and thermal physiology of *Varanus giganteus*: a field study of Australia's largest monitor lizard. *Mertensiella* 16: 255-290.

Horn HG. 2004. Keeping monitors in captivity: a biological technical, and legislative problem. In Pianka ER, King DR, King RA, eds. *Varanoid lizards of the world*. Bloomington, IN: Indiana University Press, 556-570.

Horn HG, Gaulke M, Böhme W. 1994. New data on ritualized combats in monitor lizards (Sauria: Varanidae), with remarks on their function and phylogenetic implications. *Der Zoologische garten* 64(5):265-280.

Jacobs HJ. 2003. A further new emerald tree monitor lizard of the *Varanus prasinus* species group from Waigeo, West Irian (Squamata: Sauria: Varanidae). *Salamandra* 39(2):65-74.

James CD, Losos JB, King DR. 1992. Reproductive biology and diets of goannas (Reptilia: Varanidae) from Australia. *Journal of herpetology* 26(2): 128-136.

Jennings WB, Pianka ER. 2004. Tempo and timing of the Australian *Varanus* radiation. In Pianka ER, King DR, King RA, eds. *Varanoid lizards of the world*. Bloomington, IN: Indiana University Press, 77-87.

King DR, Pianka ER. 2007. Ecology of the pygmy monitor, *Varanus brevicauda*, in western Australia. *Mertensiella* 16:304-311.

Koch A, Auliya M, Schmitz A, Kuch U, Böhme W. 2007. Morphological studies on the systematics of south east Asian Water monitors (*Varanus salvator* Complex): nominotypic populations and taxonomic overview. *Mertensiella* 16:109-180.

Koch A, Arida E, Schmitz A, Böhme W, Ziegler T. 2009. Refining the polytypic species concept of mangrove monitors (Squamata: *Varanus indicus* group): a new cryptic species from the Talaud Islands, Indonesia, reveals the underestimated diversity of Indo-Australian monitor lizards. *Australian Journal of Zoology* 57:29-40.

Kratochvíl L, Frynta D. 2002. Body size, male combat and the evolution of sexual dimorphism in eublepharid lizards (Squamata: Eublepharidae). *Biological Journal of the Linnean Society* 76:303-314.

Kratochvíl L, Frynta D. 2007. Body-size effect on egg size in eublepharid geckos (Squamata: Eublepharidae), lizards with invariant clutch size: negative allometry for egg size in ectotherms is not universal. *Biological Journal of the Linnean Society* 88:527-532.

Kratochvíl L, Frynta D. 2007. Phylogenetic analysis of sexual dimorphism in eye-lid geckos (Eublepharidae): the effects of male combat, courtship behaviour, egg size, and body size. In: Fairbairn D, Székely T, Blanckenhorn W, eds. *Sex, size and gender roles*. New York: Oxford University Press, 154-162.

Lindenfors P, Gittleman JL, Jones KE. 2007. Sexual dimorphism in mammals. In: Fairbairn D, Székely T, Blanckenhorn W, eds. *Sex, size and gender roles*. New York: Oxford University Press, 16-26.

Lindenfors P, Tullberg BS. 2006. Lowering sample size in comparative analyses can indicate a correlation where there is none: example from Rensch's rule in primates. *Journal of Evolutionary Biology* 19:1346-1351.

Loveridge A. 1948. New Guinean reptiles and amphibians in the Museum of comparative zoology and United States national museum. *Bulletin of museum of comparative zoology* 101:304-430.

- Lovich JE, Gibbons JW. 1992. A review of techniques for quantifying sexual size dimorphism. *Growth, Development and Aging* 56: 269-281.
- Lutz D, Lutz JM. 1991. *Komodo, the living dragon*. Salem: Dimi Press, 174 pp.
- Maddison WP, Maddison DR. 2006. Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 1.12. <http://mesquiteproject.org>.
- Martins EP. 2004. COMPARE, Version 4.6b. <http://compare.bio.indiana.edu>.
- Mayes PJ, Bradshaw SD, Bradshaw FJ. 2005. Successfully determining the sex of adult *Varanus mertensi* (Reptilia: Varanidae) using a combination of both hemipenile eversion and the ratio of androgens: estradiol in plasma. *Annals of New York academy of science* 1040:402-405.
- McArdle BH. 1988. The structural relationship: regression in biology. *Canadian Journal of Zoology* 66:2329-2339.
- McCoid MJ, Hensley RA. 1991. Mating and combat in *Varanus indicus*. *Herpetological review* 22:16-17.
- Mertens R. 1951. A new lizard of the genus *Varanus* from New Guinea. *Fieldiana* 31(43):467-471.
- Packard GC, Boardman TJ. 2009. Bias in interspecific allometry: examples from morphological scaling in varanid lizards. *Biological Journal of the Linnean Society* 96: 296-305.
- Phillips JA. 1995. Movement patterns and density of *Varanus albigularis*. *Journal of herpetology* 29(3):407-416.
- Pianka ER. 1995. Evolution of body size: Varanid lizards as a model system. *The American Naturalist* 146(3):398-414.
- Pianka ER. 2004. Evolution of body size and reproductive tactics. In Pianka ER, King DR, King RA, eds. *Varanoid lizards of the world*. Bloomington, IN: Indiana University Press, 549-555.
- Pianka ER, King DR, King RA, eds. 2004. *Varanoid lizards of the world*. Bloomington, IN: Indiana University Press, 588 pp.
- Pianka ER. 2007. An update on the ecology of the Pygmy Monitor *Varanus eremius* in Western Australia. *Mertensiella* 16: 346-352.
- Radford L, Payne FL. 1989. The reproduction and management of *Varanus dumerilii*. *International zoo yearbook* 28:153-155.
- Rensch B. 1950. Die abh ngigkeit der relativen sexualdifferenz von der k rpergrosse. *Bonner Zoologische Beitr ge* 1: 58-69.

- Rensch B. 1959. *Evolution above the species level*. London: Methuen and Co. Ltd.
- Schätti B, Gasperetti J. 1994. A contribution to the herpetofauna of southwest Arabia. *Fauna Saudi Arabia* 14:348-423
- Schildger BJ, Tenhu H, Kramer M, Gerwing M, Kuchling G, Thompson G, Wicker R. 1999. Comparative diagnostic imaging of the reproductive tract in monitors: Radiology–ultrasonography-coelioscopy. *Mertensiella* 11:193-211.
- Schuett GW, Reiserer RS, Earley RL. 2009. The evolution of bipedal postures in varanoid lizards. *Biological Journal of the Linnean Society* 97:652-663.
- Shammakov S. 1981. *Reptiles of the plains of Turkmenistan*. Ashkhabad: Academy of science, Turkmen USSR ex Pianka ER, King DR, King RA, eds. 2004. *Varanoid lizards of the world*. Bloomington, IN: Indiana University Press, 588 pp.
- Shine R. 1986. Food habits, habitats and reproductive biology of four sympatric species of varanid lizards in tropical Australia. *Herpetologica* 42(3):346-360.
- Shine R, Ambariyanto, Harlow PS, Mumpuni. 1998. Ecological traits of commercially harvested water monitors, *Varanus salvator*, in northern Sumatra. *Wildlife research* 25:437-447.
- Smith JG, Brook BW, Griffiths AD, Thompson GG. 2007. Can morphometrics predict sex in varanids? *Journal of herpetology* 41(1):133-140.
- Smith RJ, Cheverud JM. 2002. Scaling of sexual dimorphism in body mass: a phylogenetic analysis of Rensch's rule in Primates. *International Journal of Primatology* 23:1095-1135.
- Stanner M, Mendelssohn H. 1987. Sex ratio, population density and home range of the desert monitor (*Varanus griseus*) in the southern coastal plain of Israel. *Amphibia-reptilia* 8:153-164.
- StatSoft Inc. 2001. STATISTICA, version 6.0. <http://www.statsoft.com>.
- Stephens PR, Wiens JJ. 2009. Evolution of sexual size dimorphism in emydid turtles: ecological dimorphism, Rensch's rule, and sympatric divergence. *Evolution* 63:910-925.
- Stuart-Fox D. 2009. A test of Rensch's rule in dwarf chameleons (*Bradypodion spp.*), a group with female-biased sexual size dimorphism. *Evolutionary Ecology* 23:425-433.
- Swan M. 2008. *Keeping and breeding Australian lizards*. Mike Swan Herp Books, 615 pp
- Sweet SS. 1999. Spatial ecology of *Varanus glauerti* and *V. glebopalma* in Northern Australia. *Mertensiella* 11:317-366.

Székely T, Lislevand T, Figuerola J. 2007. Sexual size dimorphism in birds. In: Fairbairn D, Székely T, Blanckenhorn W, eds. *Sex, size and gender roles*. New York: Oxford University Press, 27-37.

Thompson GG. 2002. The feasibility of using body proportions in Western Australian varanids (*Varanus*) as a method for determining a specimens's sex. *Records of the Western Australian Museum* 20:437-439.

Thompson GG, de Boer M, Pianka ER. 1998. Body temperatures of an arboreal monitor lizard, *Varanus tristis* (Squamata: Varanidae), during the breeding season. *Amphibia-reptilia* 20: 82-88.

Thompson GG, Pianka ER. 2001. Allometry of clutch and neonate sizes in monitor lizards (Varanidae: *Varanus*). *Copeia* 2001(2): 443-458.

Tiger Reptile Database, 2009. <http://www.reptile-database.org/>

Webb TJ, Freckleton RP. 2007. Only half right: species with female-biased dimorphism consistently break Rensch's rule. *Plos One* 9:1-10.

Weckerley FW. 1998. Sexual-size dimorphism: influence of mass and mating systems in the most dimorphic mammals. *Journal of Mammalogy* 79:33-52.

West-Eberhard MJ. 2003. *Developmental plasticity and evolution*. New York: Oxford University Press.

Wikramanayake ED, Dryden GL. 1988. The reproductive ecology of *Varanus indicus* on Guam. *Herpetologica* 44(3):338-344.

Ziegler T, Böhme W, Phillip KM. 1999. *Varanus caerulivirens* sp. n., a new monitor lizard of the *V. indicus* group from Halmahera, Moluccas, Indonesia (Squamata: Sauria: Varanidae). *Herpetozoa* 12(1/2):45-56.

Ziegler T, Schmitz A, Koch A, Böhme W. 2007. A review of the subgenus *Euprepriosaurus* of *Varanus* (Squamata: Varanidae): morphological and molecular phylogeny, distribution and zoogeography, with an identification key for the members of the *V. indicus* and the *V. prasinus* species groups. *Zootaxa* 1472:1-28.

Figure 1. Phylogenetic pattern of sexual size dimorphism within the family Varanidae. Numbers represent values of Lovich & Gibbons ratios of SVL_{max} . The missing SVL_{max} values were estimated from SVL_{mean} by linear regression. Lines indicate sexual size dimorphism in arbitrary categories: white = below median value 1.15, black = above the median value. Reconstruction of ancestral states by parsimony method implemented in Mesquite (Maddison & Maddison, 2006) is provided for illustration only.

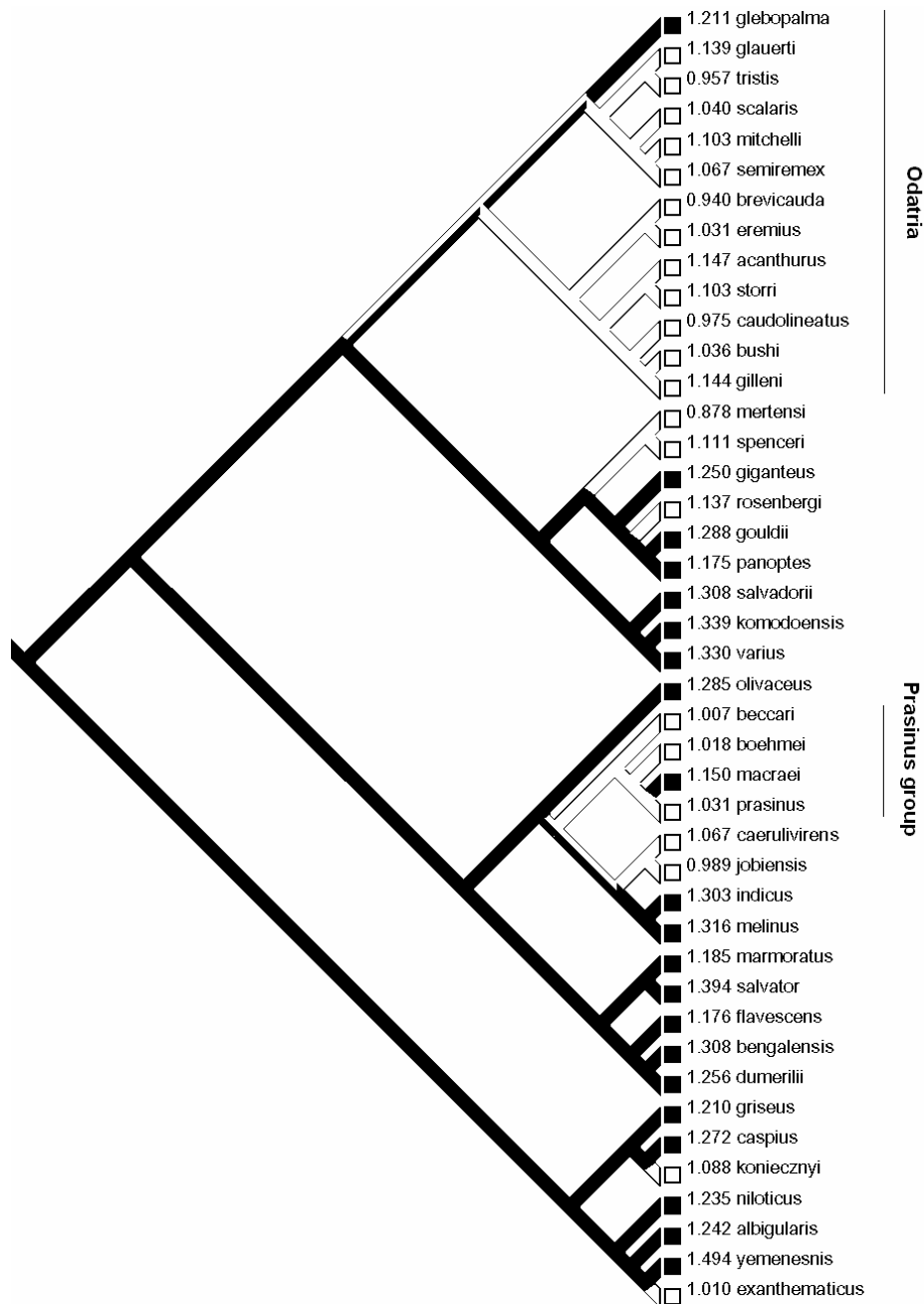


Figure 2. Allometric relationships between positivised independent contrasts of male and female SVL_{max} (A) and SVL_{mean} (B). Lines represent RMA (solid) and isometric (dotted) axes.

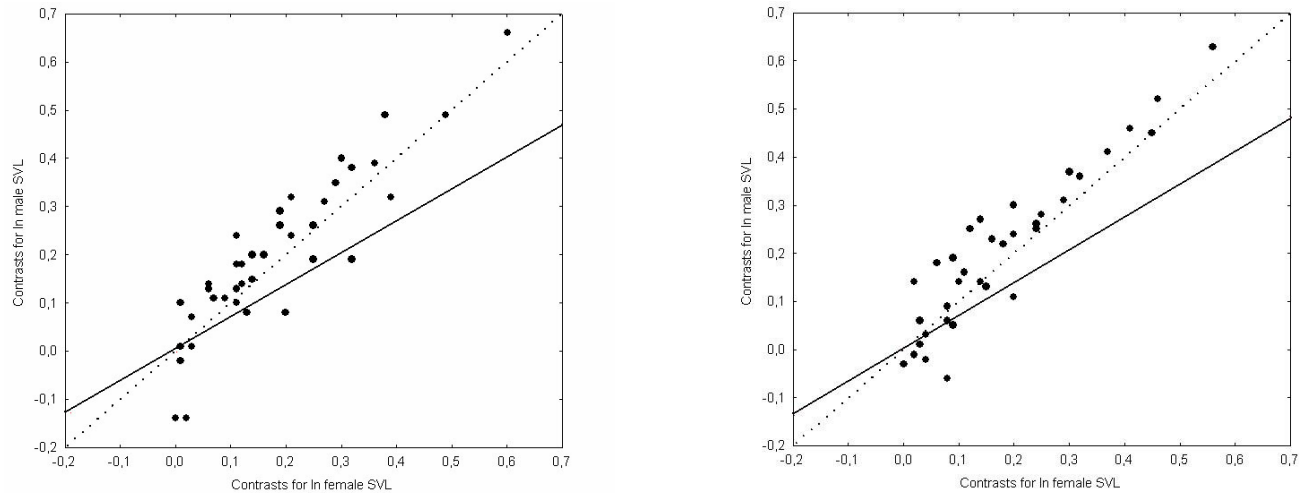


Figure 3. Relationship between SSD computed as Lovich-Gibbons ratios from male and female SVL_{max} and log-transformed female body size (SVL_{max}). Species are indicated by its abbreviations mostly consisting of the first three letters of the species name (grg = *V.g. griseus*, grc = *V.g. caspius*, grk = *V. g. koniecznyi*, slv = *V. salvadorii*). Line corresponds to the least square regression axis.

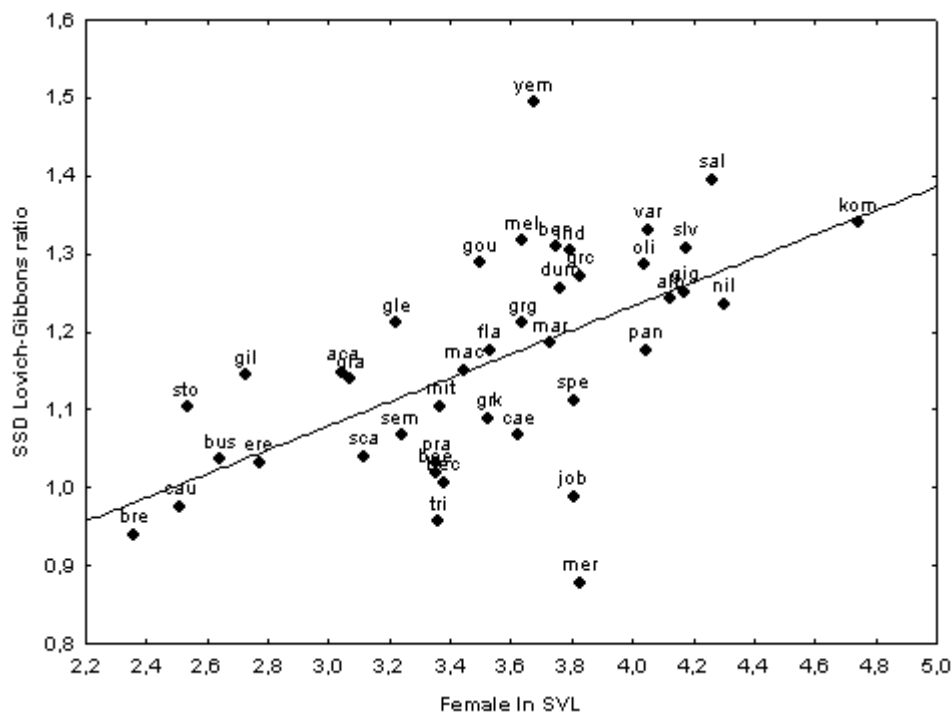


Table 1. Intercepts and slopes with 95% confidence intervals counted by least square regression (LS) and reduced major axis regression (RMA) for relationship between male and female body size in monitor lizards. SVL_{max} – body size expressed as log-transformed maximum snout-vent length; SVL_{mean} – body size expressed as log-transformed mean snout-vent length. CI = confidence intervals of slope; boot = estimated by bootstrapping method. The results in the lower part of the table were obtained from independent contrasts instead of original variables. In this case the regressions were performed through origin.

		SVL_{max}	SVL_{mean}
	n species	41	36
LS	R^2	97.6%	98.3%
	slope	1.132 ± 0.029	1.135 ± 0.026
	95%CI	1.075 - 1.160	1.085 - 1.161
	intercept	-0.322 ± 0.102	-0.351 ± 0.087
RMA	slope	1.146 ± 0.029	1.145 ± 0.026
	95%CI	1.088 - 1.204	1.093 - 1.197
	95%CIboot	1.108 - 1.186	1.105 - 1.195
	99%CIboot	1.094 - 1.201	1.092 - 1.215
	intercept	-0.372 ± 0.102	-0.384 ± 0.087
Independent contrasts:			
LS	R^2	96.1%	97.4%
	slope	1.088 ± 0.050	1.124 ± 0.045
RMA	slope	1.132	1.155
	95%CI	1.034 - 1.230	1.066 - 1.243

Table 2. Parameters of least square regressions of SSD on significant explanatory variables. 41 (37) and 36 (33) species of varanid lizards were included in the analyses concerning maximum and mean body size, respectively (values given in the parentheses refer to sample sizes concerning egg mass, clutch size and clutch mass). Explanatory variables were natural log-transformed and all relationships were positive.

Explanatory variable	SSDmax				SSDmean			
	r^2 [%]	P	Constant	Slope	r^2 [%]	P	Constant	Slope
male SVL	50.8	< 0.0001	0.571	0.160	57.9	< 0.0001	0.593	0.151
female SVL	35.4	< 0.0001	0.619	0.153	44.9	< 0.0001	0.604	0.152
Egg mass	38.4	0.0001	0.947	0.075	50.5	< 0.0001	0.907	0.078
Clutch size	28.3	0.0007	0.937	0.107	6.4	0.1566	1.019	0.050
Clutch mass	45.9	< 0.0001	0.866	0.060	37.7	0.0001	0.884	0.049

Appendix 1. Data matrix for SSD in 43 species of monitor lizards and list of data sources.

<i>Varanus species</i>	<i>SVL</i> _{max} ♂ (mm)	<i>SVL</i> _{max} ♀ (mm)	<i>SVL</i> _{mean} ♂ (mm)	<i>SVL</i> _{mean} ♀ (mm)	<i>n</i>	<i>Tail/SVL</i>	<i>Sources</i>
<i>acanthurus</i>	241	210	-	-	-	1.50	1
<i>albigularis</i>	770	620	570.0	535.0	30	1.22	2
<i>beccarii</i>	295	293	276.6	281.8	11	1.90	3
<i>bengalensis</i>	556	425	442.0	360.0	29	1.61	4
<i>boehmei</i>	290	285	281.6	266.5	9	1.99	5
<i>brevicauda</i>	100	106	88.9	93.9	55	0.89	6
<i>bushi</i>	145	140	114.0	128.2	22	1.39	7
<i>caerulivirens</i>	400	375	-	-	-	1.61	8
<i>caudolineatus</i>	120	123	96.5	94.8	169	1.26	9
<i>dumerilii</i>	540	430	-	-	-	1.40	10
<i>eremius</i>	165	160	128.4	132.6	143	1.68	11
<i>exanthematicus</i>	-	-	345.0	342.0	9	1.00	12
<i>flavescens</i>	401	341	342.0	332.2	102	1.22	13
<i>giganteus</i>	810	648	724.6	576.0	35	1.31	14
<i>gilleni</i>	175	153	124.7	113.7	59	1.33	15
<i>glauerti</i>	246	216	198.3	178.3	34	2.19	16
<i>glebopalma</i>	304	251	274.3	247.2	60	1.88	17
<i>gouldii</i>	425	330	370.0	290.0	16	1.56	18
<i>g. griseus</i>	460	380	-	-	-	1.39	19
<i>g. caspius</i>	585	460	442.0	402.0	-	1.48	20
<i>g. koniecznyi</i>	370	340	286.7	268.0	94	1.24	21
<i>indicus</i>	580	445	421.0	319.0	70	1.56	22
<i>jobiensis</i>	445	450	-	-	-	1.66	23
<i>komodoensis</i>	1540	1150	1152.3	897.4	20	0.96	24
<i>macraei</i>	360	313	333.0	287.0	9	2.06	25
<i>marmoratus</i>	493	416	391.0	342.0	36	1.61	26
<i>melinus</i>	500	380	450.8	363.5	6	1.51	27
<i>mertensi</i>	410	460	364.0	366.0	33	1.47	28
<i>mittelli</i>	320	290	262.0	236.0	25	1.62	29
<i>niloticus</i>	910	737	634.4	549.3	288	1.41	30
<i>olivaceus</i>	730	568	650.0	508.8	-	1.47	31
<i>panoptes</i>	670	570	547.0	413.8	56	1.44	32
<i>prasinus</i>	295	286	263.8	245.4	12	1.89	33
<i>rosenbergi</i>	-	-	331.8	302.7	5	1.27	34
<i>salvadorii</i>	850	650	669.0	523.7	9	2.29	35
<i>salvator</i>	990	710	821.0	657.0	-	1.61	36
<i>scalaris</i>	235	226	205.2	205.6	37	1.51	37
<i>semiremex</i>	272	255	214.4	228.0	17	1.52	38
<i>spenceri</i>	500	450	-	-	-	0.94	39
<i>storri</i>	139	126	110.4	110.5	38	1.44	40
<i>tristis</i>	276	288	232.6	235.3	21	1.75	41
<i>varius</i>	765	575	613.7	472.5	22	1.73	42
<i>yemenensis</i>	590	395	-	-	-	1.15	43

¹ Pianka, King & King, 2004; ² Phillips, 1995; ³ original data; ⁴ Auffenberg, Arain & Khurshid, 1991; ⁵ Jacobs, 2003; original data; ⁶ King & Pianka, 2007; ⁷ Aplin, Fitch & King, 2006; ⁸ Ziegler et al, 1999; ⁹ Aplin,

Fitch & King, 2006; ¹⁰ Radford & Payne; ¹¹ Pianka, 2007; ¹² original data.; ¹³ Auffenberg, Rahman & Iffat, 1987; ¹⁴ Heger & Heger, 2007; ¹⁵ Aplin, Fitch & King, 2006; ¹⁶ James, Losos & King, 1992, Sweet, 1999; ¹⁷ James, Losos & King, 1992, Sweet, 1999; ¹⁸ Shine, 1986; ¹⁹ Stanner & Mendelssohn, 1987; ²⁰ Shammakov, 1981; ²¹ Auffenberg et al., 1988; ²² Wikramanayake & Dryden, 1988; ²³ Mertens, 1951; ²⁴ Auffenberg, 1981, Lutz & Lutz, 1991; ²⁵ Böhme & Jacobs, 2001; original data; ²⁶ Bennett, 2000; ²⁷ original data; ²⁸ Shine, 1986; ²⁹ Shine, 1986; ³⁰ de Buffrénil, Chabanet & Castanet, 1993; ³¹ Auffenberg, 1988, Pianka, King & King, 2004; ³² Shine, 1986, Blamires, 2004; ³³ Loveridge, 1948, original data; ³⁴ Case & Schwaner, 1993; ³⁵ Schmicking & Horn, 1997, Trout, 2007; original data; ³⁶ Shine et al., 1998; ³⁷ Sweet, 2007; ³⁸ James, Losos & King, 1992; ³⁹ Pianka, King & King, 2004; ⁴⁰ James, Losos & King, 1992; ⁴¹ Sweet, 2007, Thompson, de Boer & Pianka, 1999; ⁴² Carter, 1999, Guarino, 2002, Kirshner, 2007; ⁴³ Schätti & Gasperetti, 1994.

Electronic appendix 2. Data matrix for life history variables in 43 species of monitor lizards and list of data sources. Values of egg mass for *V.beccarii*, *V.boehmei*, *V.glauerti*, *V.melinus* and *V.tristis* were estimated from hatchling body weight according to linear regression between these variables. Arb = arboreal; Aq = semiaquatic; Hum = humidity; Comb = combat

<i>Varanus species</i>	<i>Clutch size</i>	<i>Egg mass (g)</i>	<i>Clutch mass (g)</i>	<i>Arb</i>	<i>Aq</i>	<i>Hum</i>	<i>Comb</i>	<i>Sources</i>
<i>acanthurus</i>	11.10	4.93	54.71	0	0	2	1	1, 5
<i>albigularis</i>	24.00	37.65	903.60	0	1	2	1	1, 35
<i>beccarii</i>	4.00	18.25	73.00	1	0	4	-	1, 2
<i>bengalensis</i>	20.22	19.17	387.44	0	1	4	1	1, 6
<i>boehmei</i>	4.00	11.82	47.26	1	0	4	-	7
<i>brevicauda</i>	3.42	1.90	6.49	0	0	1	1	1, 4
<i>bushi</i>	-	-	-	1	0	2	1	-
<i>caerulivirens</i>	2.00	21.00	42.00	0	1	4	-	16
<i>caudolineatus</i>	4.05	2.33	9.42	1	0	2	1	1, 3
<i>dumerilii</i>	18.88	34.00	641.75	0	1	5	1	2, 8
<i>eremius</i>	3.85	4.00	15.40	0	0	1	1	1, 4, 9
<i>exanthematicus</i>	20.67	24.19	499.99	0	1	2	0/1	2, 10, 11, 12
<i>flavescens</i>	10.78	9.93	106.10	0	1	4	1	1, 9
<i>giganteus</i>	9.25	84.10	777.93	0	0	2	1	1, 13
<i>gilleni</i>	4.28	4.20	17.96	1	0	2	1	1, 2
<i>glauerti</i>	6.00	5.03	30.19	0	0	2	0	3, 14
<i>glebopalma</i>	-	-	-	0	0	2	1	-
<i>gouldii</i>	6.00	15.40	92.40	0	0	2	1	1, 9
<i>g. griseus</i>	10.50	20.35	213.68	0	0	1	1	1, 9
<i>g. caspius</i>	21.00	20.30	426.30	0	0	1	1	15
<i>g. koniecznyi</i>	-	-	-	0	0	1	1	-
<i>indicus</i>	9.09	37.88	344.31	0	1	5	1	2, 17
<i>jobiensis</i>	3.25	24.56	79.82	0	0	4	0	18, 19
<i>komodoensis</i>	21.70	142.24	3086.55	0	0	3	1	1, 20, 21, 22
<i>macraei</i>	4.00	10.32	41.26	1	0	4	0	2, 23, 24
<i>marmoratus</i>	-	-	-	0	1	5	1	-
<i>melinus</i>	4.80	28.13	135.02	0	1	5	-	25
<i>mertensi</i>	8.02	39.30	315.03	0	1	5	1	1
<i>mitchelli</i>	13.90	5.15	71.52	0	1	5	0/1	1, 9
<i>niloticus</i>	27.26	34.70	945.92	0	1	5	1	1, 26
<i>olivaceus</i>	6.70	44.20	296.14	1	0	4	1	1, 9
<i>panoptes</i>	8.13	47.45	385.77	0	0	3	1	1, 3, 27
<i>prasinus</i>	4.10	9.90	40.59	1	0	4	1	1
<i>rosenbergi</i>	10.93	26.00	284.18	0	0	3	1	1, 3, 28
<i>salvadorii</i>	7.14	68.75	490.88	1	0	4	1	2, 29, 30, 31
<i>salvator</i>	12.30	59.76	735.05	0	1	5	1	1, 32
<i>scalaris</i>	5.85	3.80	22.23	1	0	3	1	1, 4
<i>semiremex</i>	9.20	6.29	57.87	0	1	4	1	1, 33
<i>spenceri</i>	15.95	36.70	585.37	0	0	2	1	1
<i>storri</i>	3.30	3.30	10.89	0	0	3	1	1, 3, 4
<i>tristis</i>	8.00	6.28	50.25	1	0	3	1	1
<i>varius</i>	7.10	47.06	334.13	1	0	3	1	1, 34
<i>yemenensis</i>	-	-	-	0	0	2	0	-

References

- ¹ Thompson GG, Pianka ER. 2001. Allometry of clutch and neonate sizes in monitor lizards (Varanidae: *Varanus*). *Copeia* 2: 443-458.
- ² Horn HG, Visser GJ. 1997. Review of reproduction of monitor lizards *Varanus spp* in captivity II. *International zoo yearbook* 35: 227-246.
- ³ James CD, Losos JB, King DR. 1992. Reproductive biology and diets of goannas (Reptilia: Varanidae) from Australia. *Journal of herpetology* 26(2): 128-136.
- ⁴ Swan M. 2008. *Keeping and breeding Australian lizards*. Mike Swan Herp Books, 615 pp
- ⁵ Krebs U. 1999. Experimental variation of breeding season and incubation time in the Spiny-tailed monitor (*Varanus acanthurus*). *Mertensiella* 11: 227-237.
- ⁶ Ahsan MF, Saeed MA. 2004. Some aspects of breeding biology of the Bengal lizard (*Varanus bengalensis*) in Bangladesh. *Asiatic herpetological research* 10: 236-240.
- ⁷ Reisinger M, Reisinger-Raweyai D. 2007. *Varanus boehmei*: keeping and first breeding in the terrarium. *Reptilia (GB)* 50: 20-24.
- ⁸ Hauschild A. 1998. Haltung und nachzucht des Dumeril-Warans, *Varanus dumerilii*. *Herpetofauna* 115: 27-34.
- ⁹ Pianka ER, King DR, King RA, eds. 2004. *Varanoid lizards of the world*. Bloomington, IN: Indiana University Press, 588 pp.
- ¹⁰ Coiro J. 2007. Captive breeding of *Varanus exanthematicus*. *Biawak* 1(1):29-33.
- ¹¹ Bennett D. 2000. The density and abundance of juvenile *Varanus exanthematicus* (Sauria: Varanidae) in the coastal plain of Ghana. *Amphibia-reptilia* 21:301-306.
- ¹² Röder A, Horn HG. 1994. Über zwei nachzuchten des Steppenwarans (*Varanus exanthematicus*). *Salamandra* 30:97-108.
- ¹³ Bredl J, Horn HG. 1987. Über die nachzucht des australischen Reisenwarans *Varanus giganteus* (Gray 1845). *Salamandra* 23: 90-96.
- ¹⁴ Retes F, Bennett D. 2001. Multiple generations, multiple clutches, and early maturity in four species of monitor lizards (Varanidae) bred in captivity. *Herpetological review* 32(4):244-245.
- ¹⁵ Grechanichenko D. 1998. Biology of the desert monitor (*Varanus griseus caspius*) in Uzbekistan. *Dragon news* 2(1):10-12.
- ¹⁶ de Lisle, H., 2007. *Varanus caerulivirens* (Turquoise monitor). Reproduction. *Biawak* 1(1):39-40.

- ¹⁷ Velenský, P. Unpublished data.
- ¹⁸ Stefani M. 2008. Husbandry and reproduction of the peach-throated monitor *Varanus jobiensis* in captivity. *Biawak* 2(3): 124-130.
- ¹⁹ Bayless MK, Dwyer Q. 1997. Notes on the peach throated monitor. *Reptile and amphibian magazine*: 26-30.
- ²⁰ Auffenberg W. 1981. *The behavioral ecology of the Komodo monitor*. Gainesville, Fla.:University presses of Florida.
- ²¹ Sunter G. 2008. Management and reproduction of the Komodo dragon *Varanus komodoensis* Ouwens 1912 at ZSL London Zoo. *International zoo yearbook* 42: 1-11.
- ²² Pether J, Visser G. 2007. The first breeding of the Komodo dragon as a result of the european endangered species breeding programme (E. E. P.). *Mertensiella* 16:430-440.
- ²³ Jacobs HJ. 2002. Erstnachzucht von *Varanus macraei*. *Herpetofauna* 24(141):29-33.
- ²⁴ Dedlmar A. 2007. Keeping and breeding the Blue tree monitor *Varanus macraei*. *Reptilia* 50: 25-27
- ²⁵ Dedlmar A, Böhme W. 2000. Erster nachzuchterfolg beim Quittenwaran, *Varanus melinus* B ö hme and Ziegler, 1997. *Herpetofauna* 22(127):29-34.
- ²⁶ de Buffrénil V, Rimblot-Baly F. 1999. Female reproductive output in exploited Nile monitor lizard (*Varanus niloticus* L.) populations in Sahelian Africa. *Canadian journal of zoology* 77: 1530-1539.
- ²⁷ Nabors P. 1997. Notes on breeding the Argus monitor, *Varanus panoptes*, in captivity. *Dragon news* 1(1): 3-4.
- ²⁸ Green B, Dryden G, Dryden K. 1991. Field energetics of a large carnivorous lizard, *Varanus rosenbergi*. *Oecologia* 88: 547-551.
- ²⁹ Mays S. 2007. Husbandry and captive propagation of teh Crocodile monitor, *Varanus salvadorii*, at the Huston zoo. *Mertensiella* 16: 422-429
- ³⁰ Schmicking T, Horn HG. 1997. Beobachtung bei der pflege und nachzucht des Papuawarans, *Varanus salvadorii* (Peters & Doria, 1878). *Herpetofauna* 106:14-23.
- ³¹ Trout T. 2007. Observation of breeding and nesting behaviors in captive *Varanus salvadorii*. *Mertensiella* 16:441-447.
- ³² Graham K. 1994. Summary of *Varanus salvator* reproductive data at the Segwick county zoo. *Varanews* 4(1):2-3.
- ³³ Jackson R. 2005. The poorly known Rusty monitor *Varanus semiremex*: history, natural history, captive breeding and husbandry. *Herpetofauna* 35(1): 15-24.

³⁴ Kirshner DS. 2007. Multiclutching in captive Lace monitors (*Varanus varius*). *Mertensiella* 16:403-421.

³⁵ Phillips JA, Packard GC. 1994. Influence of temperature and moisture on eggs and embryos of the White-throated savanna monitor *Varanus albigularis*: implications for conservation. *Biological conservation* 69: 131-136.

10.3 Příloha 3

Ontogeny of the sexual size dimorphism in monitor lizards: males grow for a longer period but not at a faster rate

Daniel Frynta^{1*}, Petra Frýdlová¹, Jan Hnízdo², Olga Šimková¹, Veronika Cikánová¹
and Petr Velenský³

¹ Department of Zoology, Faculty of Science, Charles University in Prague

Viničná 7, CZ-12844 Praha 2, Czech Republic

Phone: +420-221951846, +420-737772867

² Animal Clinic – Bílá hora, Čistovická 44/413, CZ-163 00 Praha 6, Czech Republic

³ Prague ZOO, U Trojského Zámku 3, CZ-171 00 Praha 7, Czech Republic

*Corresponding author. E-mail: frynta@centrum.cz; petra.frydlova@seznam.cz

Running headline: Growth of monitor lizards

Abstract

Monitor lizards belong to the largest and the most sexually dimorphic taxa of reptiles. It makes this group proper model for studies analysing ontogenetic causes of sexual dimorphism. We examined the ontogenetic trajectories of the body weight to analyse the emergence of sexual size dimorphism.

Experimental animals were 22 males and 13 females of mangrove-dwelling monitors (*Varanus indicus*) hatched at Prague zoo. They were weighed every two weeks up to the age of 26-33 months, and subsequently sexed by the ultrasonographic imaging technique. The logistic growth equation was used to describe and analyse the observed growth patterns.

The results confirmed an occurrence of considerable sexual size dimorphism in the mangrove monitor. The mean asymptotic body weight of males was more than three times higher than that of females.

Because the body size of male and female hatchlings is almost equal and the growth rate parameter (K) of the logistic growth equation do not differ between the sexes, size differences between fully grown males and females should be attributed to timing of the postnatal growth.

Males continue to grow several months after they reach the age when the growth of females is already reduced. Therefore, the sexual size dimorphism emerges and sharply increases at this period.

Key words: body size – evolution of SSD - growth rate– monitor lizards - Rensch's rule - Varanidae

Introduction

Monitor lizards of the family Varanidae are well-known as the largest extant saurians attracting considerable attention of researchers (Pianka, King & King 2004). Because this group exhibits a great variation in body size along both phylogenetic (Pianka 1995, 2004) and ontogenetic axes (Auffenberg 1981), it represents an especially suitable model for studies dealing with body size and scaling of morphological (Christian & Garland 1996, Thompson & Withers 1997, Packard & Boardman 2009), life-history (Thompson & Pianka 2001), physiological (Clemente, Thompson & Withers 2009a; Clemente, Withers & Thompson 2009b) or behavioural (Schuett, Reiserer & Earley 2009) traits to this variable. The monitor lizards are not only large, but also fast growing reptiles (Bennett 1995, Auffenberg 1988). Their growth has been repeatedly studied in the wild (*V.salvator*: Auliya 2006; *V.griseus*: Smirina & Tsellarius 1996; *V.niloticus*: de Buffrénil & Hémery 2002) and also in captivity (*V.salvator*: Andrews 1995).

The sexes may markedly differ in their adult body size. This phenomenon, referred to as sexual size dimorphism (SSD), has been studied in various animal taxa since Darwin (1871). Sexual selection favouring large males and fecundity selection favouring “big mothers” are currently viewed as the most important ultimate causes of SSD (Anderson 1994, Blanckenhorn 2005, Dale et al. 2007). In lizards, evolutionary causes of SSD were examined by Cox, Skelly & John-Alder (2003) based on comparative data concerning 302 species including 17 varanids. They proved that variables associated with sexual and fecundity selection, i.e., male territoriality and clutch size are the best predictors of SSD. Nevertheless, they concluded that proximate causes of SSD should be considered in addition to those relying on the opposing selection pressures.

Theoretically, SSD can be achieved by three different ways or its combinations (Stamps 1993; for a review see Badyaev 2002): (1) Differences in a maternal investment into the male and female progeny resulting in SSD in hatchlings; (2) Sex specific growth rates; (3) Prolonged period of growth in one sex (usually associated with sexual bimaturism). A thorough analysis of growth trajectories patterns that are responsible for the ontogeny of SSD is needed to distinguish these causes (cf. Watkins 1996, Kratochvíl & Frynta 2002, Stuart-Smith et al. 2008, Seifan et al. 2009).

The varanids are a lizard family exhibiting high level of SSD (Cox, Butler & John-Alder 2007). In this paper we focus on the ontogeny of SSD in the mangrove-dwelling monitor, *Varanus indicus* (Daudin, 1802). In wild mangrove-dwelling monitors, the ratio between male and female body weight is about 2.76 (Wikramanayake & Dryden 1988). The

corresponding values reported for the most dimorphic species of monitor lizards are comparable: *V.varius* (3.56; Carter 1999), *V.olivaceus* (2.58; Auffenberg 1988), *V.bengalensis* (1.42; Auffenberg 1994) and *V.salvator* (1.37 Shine et al. 1996).

The mangrove-dwelling monitor belongs to the subgenus *Euprepriosaurus* (cf. Ast 2001, Böhme 2003) containing both small-sized nearly monomorphic species of the *prasinus* group and large-bodied species of the *indicus* group. Species of the latter group consist mainly of mutually closely related forms that were recently split from *V.indicus* sensu stricto (Ziegler et al. 2007, Koch et al. 2009) and they tend to be male-larger. *V.indicus* is capable of indeterminate (de Buffrénil, Ineich & Böhme 2004) and rapid growth (cf. cortical vascularization of long bones; de Buffrénil, Houssaye & Böhme 2008).

Here we report results of the experiment monitoring growth trajectories of sibling mangrove-dwelling monitors kept under controlled conditions and surplus of food to adulthood. The experimental animals were allowed to maximize growth rates and stressful social interactions were precluded. Thus the sex differences in body size recorded in this treatment are attributable neither to food restrictions nor to the stress caused by a permanent presence of the socially superior individuals.

The aims of this paper were (1) to record and examine growth trajectories from hatching to adulthood in a model species of monitor lizard; (2) to describe ontogenetic patterns of sexual size dimorphism; (3) to estimate and compare the parameters of growth curves in males and females; (4) to discuss ontogenetic and putative proximate causes of SSD.

Materials and Methods

The experimental animals were 37 individuals of mangrove-dwelling monitors reared at Prague zoo. They were siblings belonging to four subsequent clutches hatched in November 2006, January, February and June 2007. The animals were housed individually in terrariums of various sizes (starting from 60 x 30 x 40 for hatchlings) and gradually changed for larger ones to satisfy the needs of the growing animals (ending with terrariums 145 x 100 x 130 cm or even larger enclosures). The ambient temperature in the breeding room varied from 28 to 30 °C with a permanent presence of basking sites. Food was provided ad libitum, initially every Monday and Thursday. For animals exceeding approximately the age of two years the feeding intervals were extended to one week. Hatchlings were fed cockroaches and crickets, and this insect diet was replaced by vertebrate diet as early as possible (at the age of 1-3 months). Chicken, initially predominantly livers and latter on necks, was supplemented

with vitamins and minerals (Nutri Mix, Trouw Nutrition Biofactory, Ltd.). AD₃ and E vitamins were provided monthly. The health condition of the experimental animals was regularly monitored. On 14th December 2008, 15th February 2009 and 25th April 2009 we performed complex veterinary surveys including the collection of blood samples for the assessment of biochemical and haematological parameters. During these surveys, we also performed ultrasonographic imaging of abdominal cavities, which enabled our assessment of their reproductive status as well as unambiguous sex determination (cf. Schildger et al. 1999; Horn 2004). The experiments were performed in accordance with Czech law implementing all corresponding European Union regulations and were approved by the institutional animal care and use committee.

The experimental animals were regularly weighed, initially twice per week (up to the age of 3-4 months) and latter on every two weeks (before feeding). In total, we collected 2837 valid body weight records for 22 (1770 pseudoreplicates) males and 13 (1067) females. A few additional data points (73 records) concerning periods when we detected temporary health problems (accidental wounding, intestinal obstruction, ovarian inflammation) in particular individuals were excluded from the further analyses (2.51% of all records).

The growth trajectories were further analysed using the three parameter logistic regression model, in which a = the asymptotic body size, K = the growth rate and T = the age at inflection point.

$$\text{Body weight [grams]} = a/(1 - e^{-K(\text{age} - T)})$$

Parameters of growth curves and its confidence intervals were estimated by a nonlinear regression subroutine of STATISTICA, version 6.0 (StatSoft Inc., 2001). Growth equations were computed separately for the pseudoreplicates of each sex. Moreover to the logistic equation, we used Gompertz and von Bertalanffy's classical models (Winsor 1932, von Bertalanffy 1957, de Buffrénil & Hémery 2002, for arguments against the latter model see Day & Taylor 1997). Bertalanffy's explained a slightly smaller proportion of variance in both sexes and both predicted unrealistic values of male asymptotic body weight (cf. Discussion). The latter problem was also found in the case of the the production/growth model (West, Brown & Enquist 2001, for its use in reptiles see Kratochvíl & Frynta 2003) which otherwise fit well on our data. Consequently, the logistic model provides the most conservative

predictions of sexual dimorphism (see below). That is why we further present solely the estimates based on the traditional logistic model.

Alternatively, we calculated the parameters of the logistic curves separately for each individual growth trajectory. We included 19 males and 12 females, in which body weight records were available up to the age exceeding 750 days. The estimates of parameters as well as original body weights at the given age were further analysed by GLM subroutine of this statistical package. If necessary, the original variables were natural log-transformed to improve normality of its statistical distribution.

Sexual size dimorphism (SSD) was expressed by Lovich & Gibbons ratio (Lovich & Gibbons, 1992). Because males were the larger sex in all comparisons, it was computed as the ratio between male and female body weight or its estimates.

Results

The body size of male and female hatchlings was comparable, mean values were 30.4 g ($n = 22$, range 21.0-38.4 g) and 29.1 g ($n = 13$, range 20.2-33.6 g), respectively. GLM revealed no effect of sex ($F_{1,27} = 0.24$, $P = 0.6271$), clutch identity ($F_{3,27} = 1.83$, $P = 0.1660$) and sex*clutch identity ($F_{3,27} = 0.33$, $P = 0.8075$) on hatchling body weight.

In contrast to the hatchling body weight, a postnatal growth differed quite apparently between the sexes, males tending to be larger than females (Table 1). To analyse these patterns we estimated the parameters of the logistic growth curve (a - asymptotic size, K – growth rate, T – inflection point) for each studied individual. The model appropriately fit the observed individual growth trajectories and explained 96.8 – 99.8% (median = 99.0%) of variation in body weight. The mean explained variance was higher in males (99.5%, $n = 19$) than in females (98.8%, $n = 12$; Mann-Whitney: $Z = 3.81$, $P = 0.0001$).

The asymptotic size (parameter a) was closely positively correlated with the parameter T ($r^2 = 79.6\%$, $P < 0.0001$) and slightly negatively correlated with the parameter K ($r^2 = 19.0\%$, $P = 0.0141$). K and T were associated negatively ($r^2 = 54.9\%$, $P < 0.0001$).

The mean male asymptotic size was 5,007 g ($n = 19$), it was three times higher than 1,664 g estimated for females ($n = 12$). This difference was highly significant ($t = 9.41$, $P < 0.0001$). The mean of the parameter T estimated for males was 766 days, while for females it was just 561 days ($t = 5.93$, $P < 0.0001$). In contrast, no differences between males and females were found in the parameter K (0.00565 versus 0.00612, respectively; $t = -1.50$, $P = 0.1442$).

Next, we performed GLMs to assess effects of other factors potentially influencing the estimates of the asymptotic body weight. No effect of the clutch identity, hatchling body weight, the percent of variance explained by this model, the number of weight records available for a particular individual, and the age at the time of last weighing, were confirmed. All these factors except the sex appeared insignificant and were removed from the final reduced model.

We also compared growth curves estimated for males and females from pooled records concerning individuals of a given sex (Fig. 1 and 2). Parameter estimates supported the above conclusion that the sexes differ in parameters a and T , but not K (Table 1). Nevertheless, they suggest a slightly higher SSD in asymptotic size than the means of this parameter computed from the individual growth trajectories. Male and female asymptotic sizes were estimated to 5,470 g and 1,498 g, which mean that a fully grown male is 3.65 times bigger than a female. Accordingly, the difference between T in males (802 days) and females (524 days) was estimated to 278 days. The values of K were 0.00534 and 0.00625 for males and females, respectively.

The plot of the body weights predicted by the above logistic growth equations derived from our empirical data (Fig. 3) clearly illustrates that males continue to grow for a considerably longer period than females. Because the initial body weight and growth rates do not differ between the sexes, SSD (Fig. 4) is nearly absent until the inflection point of the female growth curve (parameter T) and it sharply increases during subsequent ontogeny until the growth of males is nearly completed.

Discussion

Our results clearly confirmed that mangrove monitors belong to the most sexually dimorphic varanids. The asymptotic body weight of males was more than three times higher than that of females. The SSD computed from mean body weights (1287 g for males and 484 g for females) of wild adult mangrove-dwelling monitors captured on Guam reported by Wikramanayake & Dryden (1988) is only slightly smaller (2.66). This difference can be easily explained by the incomplete growth of these wild animals. Our experimental animals reached this level of SSD at the age of 942 days (Fig. 4). Obviously, captivity does not lead to the fundamental alteration of SSD comparable to that reported in some other lizards (*Sceloporus undulatus*; Haenel & John-Alder 2002). Thus, large size of males in captive monitor lizards is not an unnatural consequence of reduced energetic expenses devoted to locomotory activity.

We found that the body weight of mangrove monitors is not sexually dimorphic at the time of hatching. Also the values of the growth rate parameter (K) of the logistic equation are almost the same in both sexes. Therefore, the sharp contrast between male and female adult body size is achieved almost exclusively by sexual differences in the extension of the rapid growth period. The males grow for longer terms than the females do and this difference in timing can be estimated to at least 7 months according to the inflection points of the logistic growth curves. Such a pattern of growth inevitably results in dynamic changes in SSD during the ontogeny. Initially, before the inflection point of female growth curve, the sexes are of comparable size. Then the SSD increases rapidly for a long period up to the age when the growth of males is almost completed. Any estimates of SSD are thus highly dependent on the age structure of the examined sample and the use of maximum body size (or quantiles cf. Brown et al. 1999) instead of mean values should be recommended for field studies.

A shorter period of rapid growth in females may be interpreted as an indirect evidence that ontogeny of this sex is more constrained, probably due to a necessity to switch from investment of growth to reproduction. We may speculate that females retard their growth whenever they reach the body size required for successful reproductive function. In contrast, males are less limited by a trade off between growth and reproduction, and consequently, they are allowed to continue in growth if the environmental conditions remain suitable. This putative ontogenetic mechanism provides space for variation in SSD modulated by external conditions and consequent phenotypic plasticity (*sensu* West-Eberhard 2003). Although large size of male monitor lizards is probably also maintained by the sexual selection favouring the winners of combats (McCoid & Hensley 1991, Horn, Gaulke & Böhme 1994), the ontogenetic perspective offers important insight. It provides an alternative explanation for our current finding that the evolutionary changes in SSD are more associated with the changes in male than female body sizes (Frýdlová & Frynta, unpublished). Moreover, explanations of SSD by phenotypic plasticity (as a proximate cause) and sexual selection (ultimate cause) are not necessarily mutually exclusive as they represent different categories of causation.

The ratio between body size at sexual maturity and asymptotic body size is more or less constant within a wide range of taxa (Shine 1990). Therefore, sexual differences in timing of growth are usually accompanied by a corresponding difference in sexual maturation referred to as sexual bimaturism (Stamps & Krishnan 1997, Stamps, Mangel & Phillips 1998). The study performed in wild mangrove monitors on Guam reported that sexual maturity in mangrove monitors is attained at the snout-vent length of 320 mm in males and 275 mm in females (Wikramanayake & Dryden 1988). In our experiment, males reached such a body size

at the age of 464 days and females at the age of 379 days, i.e., much before the inflection points of logistic growth curves. In the case of males, this conclusion was supported by our records of reproduction in captivity. We allowed short time encounters between the sexes to test signs of sexual behaviour and recorded the first mating attempt of the male at the age of 522 days. Ultrasonic imaging revealed that matured follicles or ova were already present in all three females examined at the age of 506 days. The first clutch of unfertilized eggs was recorded at the age of 578 days (Frýdlová, unpublished). Thus, the beginning of female reproductive activity in our experiment fairly coincides with the inflection point of the growth curve. Nevertheless, the ontogenetic coincidence does not mean the occurrence of a causal relationship, and it is not self evident that reduced growth of females following the time of sexual maturity is really a consequence of their reproductive investment. The direction of this causal relationship may be inverse (i.e., reduction of the investment in growth enables the onset of reproduction, cf. Kubička & Kratochvíl 2009) or timing of both the maturation and the growth are linked via another factor (e.g. the ontogenetic time).

It may be argued that our results rely on the assumption that the growth of mangrove monitors may be properly modelled by the logistic growth equation. Moreover, our data does not extend beyond the age of about 1000 days. Monitor lizards are known as reptiles exhibiting longevity much extending this period (cf. Bennett 1995, de Buffrénil, Chabanet & Castanet 1993) and recent studies demonstrated that they are capable of even linear growth throughout the entire life span. It is evident from the presence of functional metaphyseal plates reported in adults approaching maximum body size (de Buffrénil et al. 2004). In order to test the reliability of our growth curves out of the scope of analysed data, we compared our estimates of asymptotic body weight with body weights reached by the parents and the uncle (father's brother) of our experimental animals. Although they are close relatives of our animals, these individuals were not included in our dataset because their age is not precisely known and they grew under uncontrolled conditions. Nevertheless, at the time of the last weighing, the males and the female were older than 17 and 9 years, respectively (according to date of arrival to Prague zoo). Thus it is reasonable to expect that they have already attained a body size close to the asymptotic one. The adult weight of the mother (2,160 g) was 23.0% higher than the estimated asymptotic weight of females (1,664). The mean adult body weight of the father (4,960 g) and his brother (7,920 g) were on average 22.3% above male asymptotic body weight. We can conclude that our predictions of asymptotic size tend to be somewhat underestimated. This difference can be interpreted either as challenge to our estimates or rather as a result of the unnatural accumulation of fat in non-growing individuals.

The latter interpretation can be supported by the fact that the snout-vent length of both males was almost the same (645 and 630 mm, respectively) and thus the weight difference was exclusively due to body conditions. It was repeatedly reported that adult monitor lizards in captivity frequently suffer from obesity (Bennett 1995, Horn 2004).

In conclusion, mangrove dwelling monitors are capable of surprisingly rapid growth that continues for a longer period in males than in females. This ontogenetic difference is responsible for male larger SSD of the adults. Our results emphasize the role of the phenotypic plasticity in development of SSD.

Acknowledgements

We thank Ivan Rehák for encouragement and valuable comments. We also thank Holger Preuschoft, Robert Mendyk, Hans-Georg Horn, Maren Gaulke, Wolfgang Böhme and Vivian de Buffrénil for providing essential literature. We are grateful to Fritz Rickhoff who kindly improved the English. The project was supported by the Grant Agency of the Czech Academy of Sciences (projects No. IAA6111410 and IAA601410803).

References

- Andersson, M. (1994) *Sexual selection*. Princeton: Princeton University Press.
- Andrews, H.V. (1995) Sexual maturation in *Varanus salvator* (Laurenti, 1768), with notes on growth and reproduction. *Herpetological Journal*, **5**, 189-194.
- Ast, J.C. (2001) Mitochondrial DNA evidence and evolution in Varanoidea (Squamata). *Cladistics*, **17**, 211-226.
- Auffenberg, W. (1981) *The behavioral ecology of the Komodo monitor*. Gainesville, Fla.: University presses of Florida.
- Auffenberg, W. (1988) *Gray's monitor lizard*. Gainesville, Fla.: University presses of Florida.
- Auffenberg, W. (1994) *The Bengal monitor*. Gainesville, Fla.: University presses of Florida.
- Auliya, M.A. (2006) *Taxonomy, life history and conservation of giant reptiles in west Kalimantan*. Natur und Tier: Verlag GmbH
- Badyaev, A.V. (2002) Growing apart: an ontogenetic perspective on the evolution of sexual size dimorphism. *Trends in Ecology and Evolution*, **17**(8), 369-378.
- Bennett, D. (1995) *A little book of monitor lizards*. Aberdeed: Viper Press.

- von Bertalanffy, L. (1957) Quantitative laws for metabolism and growth. *The Quarterly Review of Biology*, **32**, 217–231.
- Blanckenhorn, W.U. (2005) Behavioral causes and consequences of sexual size dimorphism. *Ethology*, **111**, 977–1916.
- Böhme, W. (2003) Checklist of the living lizards of the world (family Varanidae). *Zoologische Verhandelingen*, **341**, 3–43.
- Brown, R.P., Znari, M., El Mouden, E.H. & Harris, P. (1999) Estimating asymptotic body size and testing geographic variation in *Agama impalearis*. *Ecography*, **21**, 277–283.
- de Buffrénil, V., Chabanet, C. & Castanet, J. (1993) Données préliminaires sur la taille, la croissance et la longévité du varan du Nil (*Varanus niloticus*) dans la région du lac Tchad. *Canadian Journal of Zoology*, **72**, 262–273.
- de Buffrénil, V., Ineich, I. & Böhme, W. (2004) Comparative data on epiphyseal development in the family Varanidae. *Journal of Herpetology*, **37**(3), 533–543.
- de Buffrénil, V., Houssaye, A. & Böhme, W. (2008) Bone vascular supply in monitor lizards (Squamata: Varanidae): Influence of size, growth, and phylogeny. *Journal of Morphology*, **269**, 533–543.
- Carter, D.B. (1999) Reproductive cycle of the Lace monitor *Varanus varius*. *Mertensiella*, **11**, 129–135.
- Christian, A. & Garland, T. (1996) Scaling of limb proportions in monitor lizards (Squamata: Varanidae). *Journal of Herpetology*, **30**(2), 219–230.
- Clemente, C.J., Thompson, G.G. & Withers, P.C. (2009a) Evolutionary relationships of sprint speed in Australian varanid lizards. *Journal of Zoology*, **278**, 270–280.
- Clemente, C.J., Withers, P.C. & Thompson, G.G. (2009b) Metabolic rate and endurance capacity in Australian varanid lizards (Squamata: Varanidae: *Varanus*). *Biological Journal of the Linnean Society*, **97**, 664–676.
- Cox, R.M., Skelly, S.L. & John-Alder, H.B. (2003) A comparative test of adaptive hypotheses for sexual size dimorphism in lizards. *Evolution*, **57**(7), 1653–1669.
- Cox, R.M., Butler, M.A. & John-Alder, H.B. (2007) The evolution of sexual size dimorphism in reptiles. In: Fairbairn, D., Székely, T. & Blanckenhorn, W., eds. *Sex, size and gender roles*. New York: Oxford University Press, 38–49.
- Dale, J., Dunn, P.O., Figuerola, J., Lislevand, T., Székely, T. & Whittingham, L.A. (2007) Sexual selection explains Rensch's rule of allometry for sexual size dimorphism. *Proceeding of the Royal Society of London Series B, Biological Sciences*, **274**, 2971–2979.

- Darwin, C. (1871) *The descent of man, and selection in relation to sex*. J. Murray, London.
- Day, T. & Taylor, P.D. (1997) Von Bertalanffy's growth equation should not be used to model age and size at maturity. *The American Naturalist*, **149**(2), 381-393.
- Haenel, G.J. & John-Alder, H.B. (2002) Experimental and demographic analysis of growth rate and sexual size dimorphism in a lizard, *Sceloporus undulatus*. *Oikos*, **96**(1), 70-81.
- Horn, H.G. (2004) Keeping monitors in captivity: a biological technical, and legislative problem. In Pianka, E.R., King, D.R. & King, R.A., eds. *Varanoid lizards of the world*. Bloomington, IN: Indiana University Press, 556-570.
- Horn, H.G., Gaulke, M. & Böhme, W. (1994) New data on ritualized combats in monitor lizards (Sauria: Varanidae), with remarks on their function and phylogenetic implications. *Der Zoologische Garten*, **64**(5), 265-280.
- Koch, A., Arida, E., Schmitz, A., Böhme, W. & Ziegler, T. (2009) Refining the polytypic species concept of mangrove monitors (Squamata: *Varanus indicus* group): a new cryptic species from the Talaud Islands, Indonesia, reveals the underestimated diversity of Indo-Australian monitor lizards. *Australian Journal of Zoology*, **57**, 29-40.
- Kratochvíl, L. & Frynta, D. (2002) Body size, male combat and the evolution of sexual dimorphism in eublepharid lizards (Squamata: Eublepharidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, **76**, 303-314.
- Kratochvíl, L. & Frynta, D. (2003) Production-growth model applied in eublepharid lizards (Eublepharidae, Squamata): concordance between growth and metabolic rates. *Folia Zoologica*, **52**(3), 317-322.
- Kubička, L. & Kratochvíl, L. (2009) First grow, then breed and finally get fat: hierarchical allocation to life-history traits in a lizard with invariant clutch size. *Functional Ecology*, **23**(3), 595-601.
- Lovich, J.E. & Gibbons, J.W. (1992) A review of techniques for quantifying sexual size dimorphism. *Growth, Development and Aging*, **56**, 269-281.
- McCoid, M.J. & Hensley, R.A. (1991) Mating and combat in *Varanus indicus*. *Herpetological Review*, **22**, 16-17.
- Packard, G.C. & Boardman, T.J. (2009) Bias in interspecific allometry: examples from morphological scaling in varanid lizards. *Biological Journal of the Linnean Society*, **96**, 296-305.
- Pianka, E.R. (1995) Evolution of body size: Varanid lizards as a model system. *The American Naturalist*, **146**(3), 398-414.

- Pianka, E.R. (2004) Evolution of body size and reproductive tactics. In Pianka, E.R., King, D.R. & King, R.A., eds. *Varanoid lizards of the world*. Bloomington, IN: Indiana University Press, 549-555.
- Pianka, E.R., King, D.R. & King, R.A., eds. (2004) *Varanoid lizards of the world*. Bloomington, IN: Indiana University Press, 588 pp.
- Schildger, B.J., Tenhu, H., Kramer, M., Gerwing, M., Kuchling, G., Thompson, G.G. & Wicker, R. (1999) Comparative diagnostic imaging of the reproductive tract in monitors: Radiology-ultrasonography-coelioscopy. *Mertensiella*, **11**, 193-211.
- Schuett, G.W., Reiserer, R.S. & Earley, R.L. (2009) The evolution of bipedal postures in varanoid lizards. *Biological Journal of the Linnean Society*, **97**, 652-663.
- Seifan, M., Gilad, A., Klass, K. & Werner, Y.L. (2009) Ontogenetically stable dimorphism in a lacertid lizard (*Acanthodactylus boscianus*) with tests of methodology and comments on life-history. *Biological Journal of the Linnean Society*, **97**, 275-288.
- Shine, R. (1990) Proximate determinants of sexual differences in adult body size. *The American Naturalist*, **135**, 278-283.
- Shine, R., Harlow, P.S., Keogh, J.S. & Boeadi. (1996) Commercial harvesting of giant lizards: the biology of water monitors *Varanus salvator* in southern Sumatra. *Biological Conservation*, **77**, 125-134.
- Smirina, E.M. & Tsellarius, A.Y. (1996) Aging, longevity and growth of the desert monitor lizard (*Varanus griseus* Daud.). *Russian Journal of Herpetology*, **3**, 130-142.
- Stamps, J.A. (1993) Sexual size dimorphism in species with asymptotic growth after maturity. *Biological Journal of the Linnean Society*, **50**, 123-145.
- Stamps, J. & Krishnan, V.V. (1997) Sexual bimaturation and sexual size dimorphism in animals with asymptotic growth after maturity. *Evolutionary Ecology*, **11**, 21-39.
- Stamps, J., Mangel, M. & Phillips, J.A. (1998) A new look at relationships between size at maturity and asymptotic size. *The American Naturalist*, **152(3)**, 470-479.
- StatSoft Inc. 2001. STATISTICA, version 6.0. <http://www.statsoft.com>.
- Stuart-Smith, J.F., Stuart-Smith, R.D., Swain, R. & Wapstra, E. (2008) Size dimorphism in *Rankinia* [*Tympanocryptis*] *diemensis* (family Agamidae): sex-specific patterns and geographic variation. *Biological Journal of the Linnean Society*, **94**, 699-709.
- Thompson, G.G. & Pianka, E.R. (2001) Allometry of clutch and neonate sizes in monitor lizards (Varanidae: *Varanus*). *Copeia*, **2001(2)**, 443-458.
- Thompson, G.G. & Withers, P.C. (1997) Comparative morphology of Western Australian varanid lizards (Squamata: Varanidae). *Journal of Morphology*, **233**, 127-152.

- Watkins, G.G. (1996) Proximate causes of sexual size dimorphism in the iguanian lizard *Microlophus occipitalis*. *Ecology*, **77**(5), 1473-1482.
- West, G.B., Brown, J.H. & Enquist, B.J. (2001) A general model for ontogenetic growth. *Nature*, **413**, 628–631.
- West-Eberhard, M.J. (2003) *Developmental plasticity and evolution*. New York: Oxford University Press.
- Wikramanayake, E.D. & Dryden, G.L. (1988) The reproductive ecology of *Varanus indicus* on Guam. *Herpetologica*, **44**(3), 338-344.
- Winsor, C.P. (1932) The Gompertz curve as a growth curve. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **18**(1), 1-8.
- Ziegler, T., Schmitz, A., Koch, A. & Böhme, W. (2007) A review of the subgenus *Euprepriosaurus* of *Varanus* (Squamata: Varanidae): morphological and molecular phylogeny, distribution and zoogeography, with an identification key for the members of the *V. indicus* and the *V. prasinus* species groups. *Zootaxa*, **1472**, 1-28.

Figure 1. Growth of 22 male mangrove monitors in captivity. Line follows the logistic growth curve estimated from 1770 weight records (points). Its parameters are as follows: $a = 5,470$, $K = 0.00534$, $T = 802$.

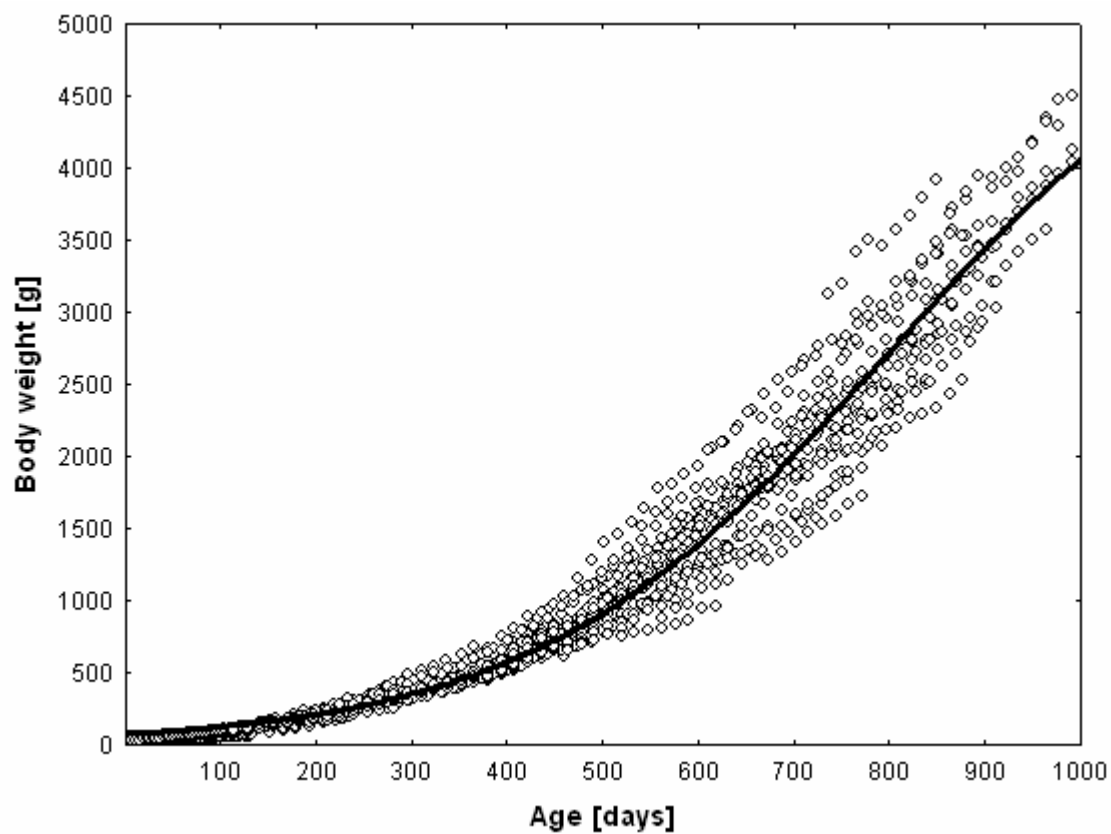


Figure 2. Growth of 13 female mangrove monitors in captivity. Line follows the logistic growth curve estimated from 1607 weight records (points). Its parameters are as follows: $a = 1,498$, $K = 0.00625$, $T = 524$.

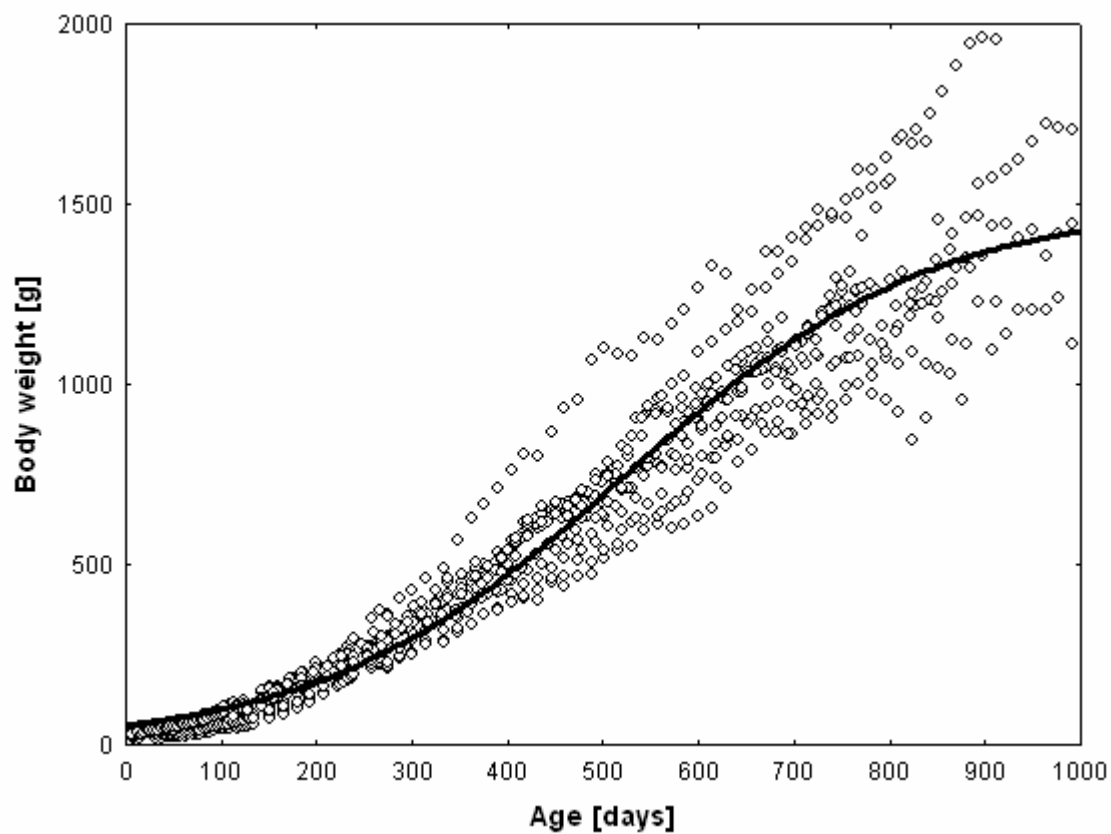


Figure 3. Male and female body weight predicted by the logistic growth model. The growth parameters were estimated from pooled weight records of either sex. Note that the curves were extrapolated beyond the range of the original data.

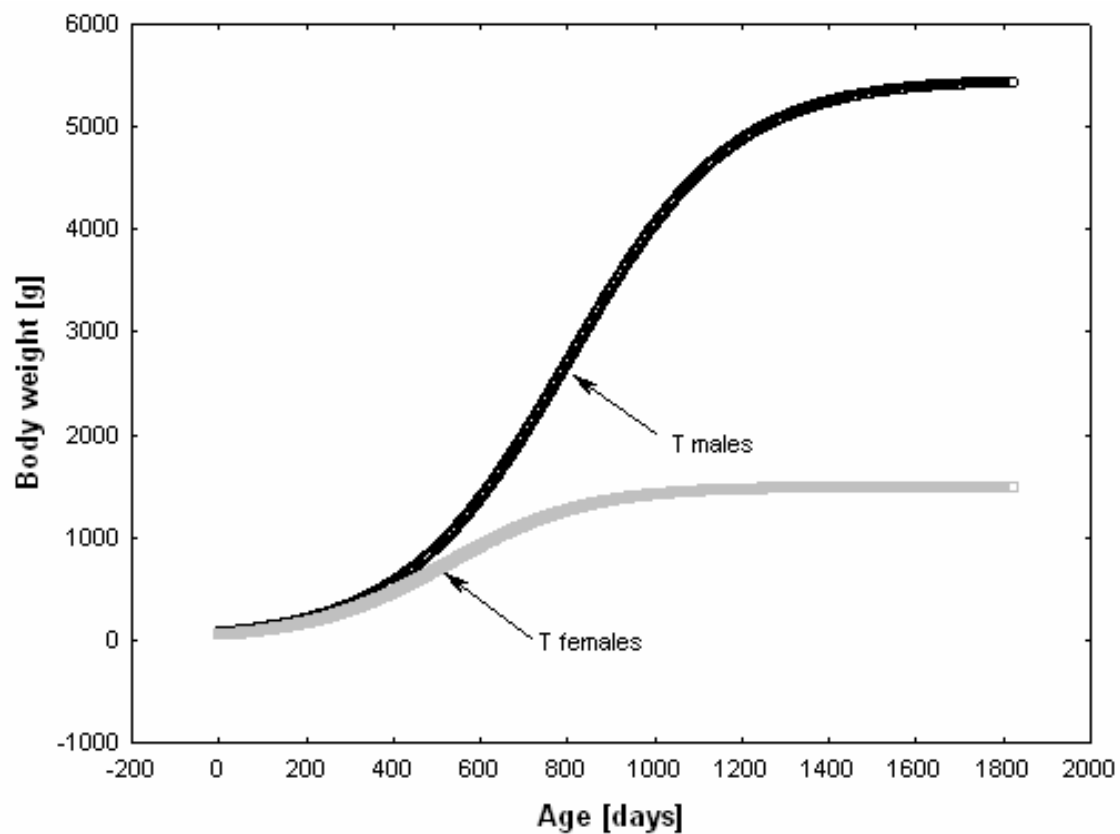


Figure 4. Changes in the sexual size dimorphism during ontogeny predicted by the logistic growth model in mangrove monitors. The growth parameters were estimated from pooled weight records of either sex.

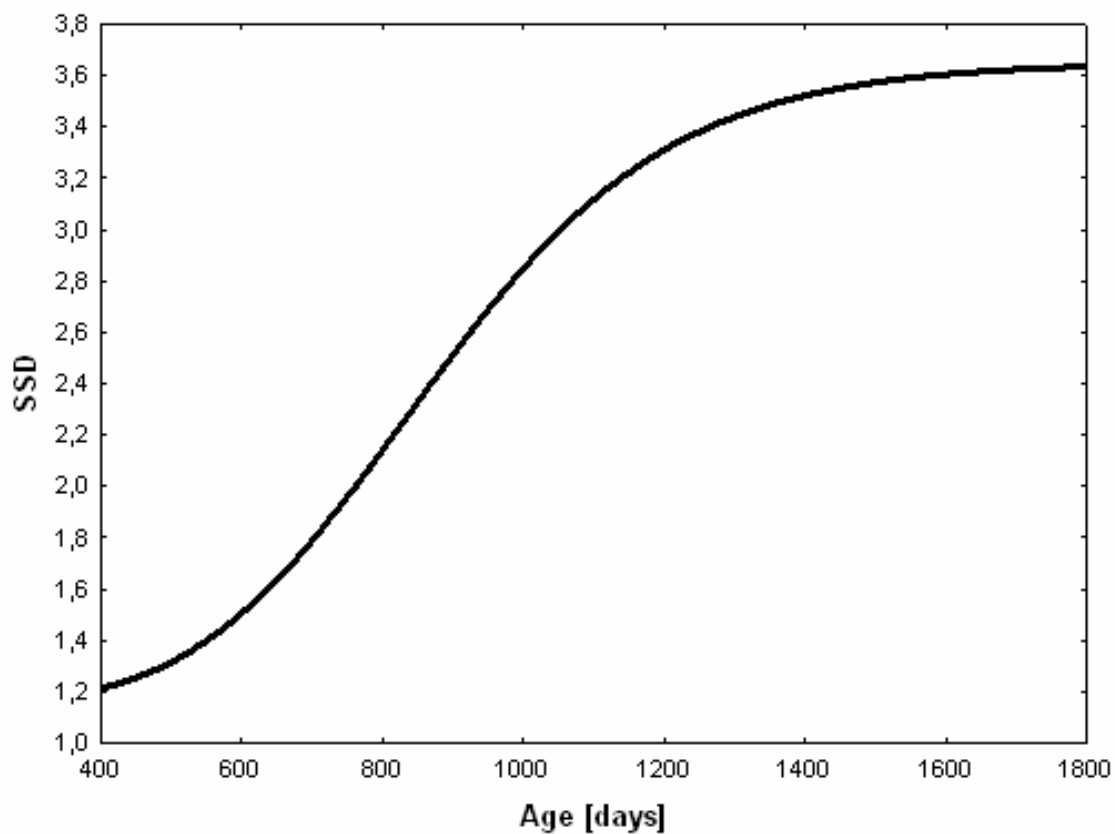


Table 1. Logistic growth parameter estimates and its 95% confidence intervals in captive mangrove monitor lizards. The parameters were computed alternatively as means from individual growth trajectories (above) or as estimates based on pooled weight records of all individuals of given sex (below). Sample sizes (N) refer to the number of included individuals. The number of pseudoreplicates (weight records) is given in parentheses. Percent of variance explained by the model (r^2) as well as statistics and significance of comparisons between the sexes (t-tests or its non-parametric Mann-Whitney alternative) are also provided.

	N	a	K	T	r^2
Means of individual estimates:					
males	19	5,007	0.00565	766	99.5
		4,443 - 5,570	0.00537 - 0.00593	724 - 809	
females	12	1,664	0.00612	561	98.8
		1,372 - 1,956	0.00551 - 0.00615	636 - 737	
t or z	-	t = 9.41	t = -1.50	t = 5.93	z = 3.81
P	-	< 0.0001	0.1442	< 0.0001	0.0001
Individuals pooled:					
males	22 (1770)	5,470	0.00534	802	96.65
		5,213 - 5,727	0.00518 - 0.00549	783 - 820	
females	13 (1067)	1,498	0.00625	524	93.96
		1,453 - 1,543	0.00597 - 0.00653	511 - 538	