

Univerzita Karlova v Praze

Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Ekologická a evoluční biologie



Jan Křivánek

Potravní preference a foraging mode u ještěřů
Food preferences and foraging mode in lizards

Bakalářská práce

Školitel: Mgr. Martina Gregorovičová

Praha 2014

Poděkování:

Chtěl bych na tomto místě poděkovat své školitelce Mgr. Martině Gregorovičové, za veškerou pomoc při vedení této práce, která se mnou neztratila trpělivost až do konce, ač to určitě nebylo jednoduché.

Dále bych chtěl poděkovat rodině, přátelům a především své přítelkyni. Ti všichni při mne celou dobu stáli i ve chvílích, kdy se práce až tolik nedařila a já poklesával na svých náladách.

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracoval samostatně a že jsem uvedl všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze dne:

Podpis:

Obsah

1. Úvod	4
2. Obecné principy vyhledávání kořisti	5
2.1 Vizualní podněty	5
2.2 Akustické podněty	6
2.3 Chemická diskriminace podnětů	7
2.3.1 Gustace.....	7
2.3.2 Olfakce (NOS)	8
2.3.3 Vomerolfakce (VNO).....	11
3. Obecné charakteristiky „Foraging mode“ u ještěřů.....	11
3.1 „Sit and wait“ strategie.....	12
3.2 Active foragers	14
3.3 „Saltatory foragers“ nebo kontinuum	15
4. Morfologické a ekologické aspekty způsobu vyhledávání kořisti	16
4.1 Morfologie těla.....	16
4.2 Hlava a ústní ústrojí	16
4.3 Jazyk.....	17
4.4 Postavení potravních strategií v potravních řetězcích	18
5. Fylogenetické vztahy u potravních strategií	18
6. Potravní preference	20
6.1 Preference na základě chuti.....	20
6.2 Preference barvy	21
6.3 Preference na základě energetické výhodnosti	22
7. Charakteristiky sledovaných skupin.....	24
7.1 Agamy	24
7.2 Gekoni.....	24
7.3 Varani.....	25
8. Závěr.....	26
9. Seznam zkratk	27
10. Seznam použité literatury.....	28

Abstrakt

Ještěři zaujímají z hlediska opatřování potravy většinou jednu z dvou možných strategií („foraging mode“). První je „sit and wait“ definovaná vyčkáváním na místě po dlouhou dobu s minimem pohybů a útokem na základě vizuálního vjemu u kořisti, která se dostane do určité blízkosti. Druhou je pak „active foraging“, při kterém se predátor pohybuje terénem a pomocí chemických stop odhalených nasálně olfaktorickým systémem nebo vomeronasálním systémem vyhledává kořist. Někdy se jako třetí uvádí určitý přechodový článek – „saltatory foraging“ nebo kontinuum mezi dvěma extrémními strategiemi. K určení „foraging mode“ se užívají proměnné MPM, PTM, PAM a AD, které odrážejí aktivitu predátora. V rámci těchto predátorů se objevuje celá řada smyslových (zvětšené čichové laloky, velká abundance chuťových pohárků, dvě jamky *fovea centralis* ve žluté skvrně), morfologických (zkrácení čelisti, štíhlá tělní morfologie, rozeklaný jazyk) a potravních (preference žluté barvy, ontogenetický posun k herbivorii) adaptací.

Klíčová slova: potravní preference, foraging mode, ještěři

Abstract

In terms of food-foraging, lizards usually occupy one of two possible strategies („foraging mode“). The first one is called „sit and wait“ and it is defined by waiting on one position for a long time with a minimum movements and attack is based on visual cues on prey which gets to a certain distance. The second one is the „active foraging“ in which the predator moves through terrain and it detects with help of chemical cues by nasal olfactoric system or vomeronasal system, with which is able to find a prey. Sometimes the third mode is also presented as a transition - „saltatory foraging“ or a continuum between two these extreme strategies. Specific variables, which reflects the activity of a predator, are used to determine the „foraging mode“ – MPM, PTM, PAM and AD.

Within these predators a whole set of sensory adaptations (such as enlarged olfactory lobes, a large abundance of taste buds, two *fovea centralis* in macula), morphological adaptations (e.g. shortening of the jaw, slender body morphology, forked tongue) and food adaptations (yellow color preference, ontogenetic shift to herbivory) are presented.

Key words: food preferences, foraging mode, lizards

1. Úvod

„Foraging mode“ je strategie, kterou zaujímá predátor při obstarávání potravy, aby současně minimalizoval své náklady na lov. Tyto strategie se buď vyznačují vyčkáváním na kořist na jednom místě - „sit and wait“ strategie, nebo jejím aktivním hledáním – „active foraging“. S tím je spojeno využívání určitých skupin smyslů, které jsou pro každou ze strategií specifické.

Krom smyslového vybavení ovlivňuje „foraging mode“ celou řadu dalších faktorů, kterými mohou být morfologické adaptace jako je celková silueta těla, tvar jazyka, stavba vnitřního ucha, nebo délka čelistí. Stejně tak ovlivňuje celkovou ekologii druhu a jeho potravní preference. S problematikou úzce souvisí fylogeneze a evoluce jednotlivých linií, na nichž se ukazuje postupný vývoj smyslů u různých skupin ještěřů v závislosti na přijatém způsobu „foraging mode“ nebo potravní preference.

Hlavní cíle této práce jsou:

- a) shrnout poznatky o strategiích získávání potravy u ještěřů,
- b) porovnat je z hlediska používaných smyslů (zrak, sluch, čich, olfaktorická diskriminace),
- c) porovnat je z hlediska morfologických adaptací (morfologie jazyka, přizpůsobení hlavy, těla) a ekologických aspektů,
- d) fylogenetická analýza blízkosti jednotlivých vývojových linií v rámci systému Squamata, vzniku smyslů a potravních strategií.
- e) shrnutí potravních preferencí skupin a konkrétních zástupců (agamy, gekoni, varani).

2. Obecné principy vyhledávání kořisti

V závislosti na fylogenetickém postavení skupiny v systému (Estes *et al.* 1988; Cooper 1995c) a preferovanou potravní strategií (Pianka 1966; Huey a Pianka 1981) se ukazuje, jaké smysly predátor při obstarávání potravy majoritně používá. Pro jednotlivé skupiny v rámci Squamata se tyto smysly výrazně liší a to i v rámci jedné potravní strategie (viz níže).

2.1 Vizualní podněty

Zrak je u ještěřů jedním z majoritních používaných smyslů, zvláště pak u druhů s denní aktivitou (např. *Iguania*, *Chameleonia*) (Baruš a Oliva 1992; Hall 2008). Oproti savcům je zaostření oka prováděno stahem příčně pruhovaného ciliárního svalu přímo ovladatelného vřlí (Baruš a Oliva 1992). Zastoupení tyčinek a čípků v sítnici pak odráží diurnální nebo noční způsob života (Hall 2008). U skrytě žijících, nebo nočních druhů došlo k sekundární redukci některých částí oka – mizí *fovea centralis* a *conus papillaris*, redukuje se akomodační aparát a sklerotikální prstenec a na sítnici převažují tyčinky (např. *Heloderma*, *Xantusia*) (Hall 2008).

Překrývání zorných polí, umožňující binokulární vidění je u ještěřů 10 – 20°, u varanů kvůli prohlubním před očima 30°. Výjimkou jsou oči chameleonů chráněné srostlými víčky, umožňující monokulární vidění nezávisle na sobě, jejichž kombinací se lze dosáhnout 360° vizuálního pokrytí okolního prostoru (Baruš a Oliva 1992; Butler 2005). Při lovu se však oči chameleona pohybují současně a tvoří binokulární vidění. Zároveň je u nich známa naprostá převaha vizuální orientace při lovu nad vomerolfakcí (Butler 2005).

U *Iguanidae* je považován zrak za majoritní používaný smysl při vyhledávání potravy, což odpovídá i předpokladu, že u nich převažuje „sit and wait“ strategie (viz níže). U rodu *Anolis* se vyvinulo jedno z nejdokonalejších vidění ze Squamata - jeho vysoké ostrosti je dosaženo vyvinutím *conus papillaris* (homologického výběžku cévnatky u ptáků) a dvěma jamkami - *fovea centralis* ve žluté skvrně (Baruš a Oliva 1992).

Pokusů na barevné vidění u ještěřů zatím proběhlo jen několik (Benes 1969; Shanbhag *et al.* 2010; Clark *et al.* 2014), ale podle dosavadních výsledků plazi barvy zřetelně vnímají a odlišují. V pokusu Shanbhag *et al.* (2010) mláďata druhu *Calotes versicolor* reagovala na oranžovou misku s předloženou potravou signifikantně rychleji než na nezbarvenou nebo

zelenou misku. Mláďata podle experimentátora pravděpodobně využívají asociace barvy a potravy i v přirozeném prostředí (Shanbhag *et al.* 2010).

V pokusu na asociační učení (Clark *et al.* 2014) byl u mláďat scinka *Bassiana duperreyi* uskutečněn pokus, ve kterém měli scinkové rozlišovat barevné uzávěry (modrá, bílá, zelená), pod nimiž byl schován cvrček. Naparfémováním všech komor krabičky chemickými stopami z tegumentu cvrčka se předcházelo zatížení pokusu chybou, kterou by mohla být olfakce nebo vomeronasální olfakce a tudíž jediným možným smyslem, na jehož základě bylo možno určit umístění cvrčka bylo barevné vidění. Pokus prokázal velice rychlé učení na základě barevných vjemů (Clark *et al.* 2014).

Barevné vidění je též velmi důležité pro odlišení aposematicky zbarvené, tedy pravděpodobně nejedlé nebo nechutné kořisti od kořisti jedlé (Sexton *et al.* 1966; Benes 1969).

2.2 Akustické podněty

Vyhledávání kořisti na základě akustických podnětů u ještěřů je z velké části neprozkoumaným tématem a dosud se mu věnuje jen málo prací (Sakaluk a Belwood 1984; Chou *et al.* 1988). Má se za to, že sluch je u ještěřů vyvinut podobně jako u savců i když je méně citlivý (rozpětí sluchu je v průměru od 100 Hz do 3000 Hz), přestože, až na výjimky, u nich není vyvinuta akustická komunikace (Chou *et al.* 1988; Baruš a Oliva 1992). Touto výjimkou jsou Gekkota v jejichž vnitřním sluchovém ústrojí se vyvinul kontraktilní segment (nechrupavčitý abneurální lem v cochleární části vnitřního ucha) zodpovědný za vyšší citlivost sluchu (Ganeshina a Vorobyev 2009). Pro gekony je slyšitelná frekvence od 100 Hz do 10000 Hz, což je v rámci Squamata jedna z nejvyšších vrchních hranic slyšitelnosti (Chou *et al.* 1988). Rozvinutost tohoto smyslu naznačuje, že je pro tuto skupinu velmi důležitá ať už z hlediska lovu (Sakaluk a Belwood 1984; Chou *et al.* 1988), antipredačních mechanismů (Cantwell a Forrest 2013) i sociálních interakcí (Regalado 2003). Pravděpodobně se jedná o adaptaci asociovanou s vokalizací a rozvinutou zvukovou komunikací (Ganeshina a Vorobyev 2009).

Mediterránní gekon *Hemidactylus turcicus* je typickým příkladem pro používání akustických podnětů při lovu – když samec cvrčka (*Grylloides supplicans*) skrytý v noře začne cvrkat, aby nalákal samičky, lovicí gekon se přesune do určité vzdálenosti od nory (1,5 – 2

metry) a zde čeká bez pohybu, dokud se v blízkosti neobjeví samička cvrčka atrahovaná cvrkotem samce. Byly prováděny pokusy (Sakaluk a Belwood 1984), při nichž byly pouštny nahrávky cvrkajícího samce *Grylloides supplicans* (o nosné frekvenci 6,6 kHz) a jako kontrolní stimulus nahrávky rosničky *Hyla crucifer* (3 kHz), která má podobné tóny a nižší frekvenci.

Na kontrolní stimulus zvířata nereagovala, zatímco na nahrávku cvrčka prokazatelně reagovali orientovaným pohybem směrem k reproduktoru. U něj pak setrvali, čekaje na přicházející samice cvrčků. Gekoni se nikdy nepokoušeli o útok na umělou noru, v níž byl umístěn reproduktor (Sakaluk a Belwood 1984). Toto chování se signifikantně prokázalo jen u dospělých jedinců a pravděpodobně tedy půjde o naučené chování (Sakaluk a Belwood 1984).

Byly prováděny pokusy (Chou *et al.* 1988) zaměřené na úspěšnost lovu při odebrání sluchu – propíchnutí ušního bubínku jehlou u gekonů druhu *Cosymbotus platyurus* a *Hemidactylus frenatus*. V pokusu, kde byly kořisti nelétavé octomilky se ukázalo, že při tomto způsobu lovu má ztráta sluchu větší vliv na úspěšnost lovu než ztráta zraku a čichu (Chou *et al.* 1988).

2.3 Chemická diskriminace podnětů

Chemickou diskriminaci u Squamata zastávají tři anatomicky odlišné smysly – gustace, olfakce a vomerolfakce. Tyto zaujímají klíčovou roli v nejrůznějších životních projevech – výběr a lokalizace kořisti, stopování kořisti, způsob lovu, individuální rozpoznání jedinců, výběr partnera, umístění doupěte, shlukování, identifikaci a vyhýbání se predátorovi, explorační, prekopulační i kopulační chování a další druhy sociálních interakcí alespoň částečně (Cooper 1989; Schwenk 1993a,1995).

2.3.1 Gustace

Jedním z málo prozkoumaných chemicky-diskriminačních smyslů je tzv. gustace, neboli chuťové vyhodnocování podnětů.

Gustace se objevuje spíše u vývojově starších čeledí (Estes *et al.* 1988) a je pro ni typické větší množství chuťových pohárků na jazyku jedince (Schwenk 1985). Nejvyšší abundanci chuťových pohárků vykazovala čeleď Iguanidae (500-600 pohárků) s jejich největší koncentrací na špičce jazyka (Schwenk 1985). U Agamidae jsou spíše roztroušené a často i

relativně početné na adorální části těla jazyka. V Gekkonidae je početnost často spíše malá a posunutá do kořenev části jazyka, u některých druhů chuťové pohárky vymizely úplně (např.: *Gonatodes antillensis*) a proto u nich pravděpodobně nezastávají žádnou roli (Schwenk 1985). Jedinou známou výjimkou je *Gekko japonicus* u něhož zůstaly zachovány ve velkém množství (Nonoyama 1936). Naproti tomu u Varanidae (*Varanus indicus*) nebyly nalezeny žádné (Schwenk 1985).

Pomocí gustace se vyhodnocují často velice slabé nebo špatně zachytitelné chemické signály (Herrick 1908 podle Schwenk 1985). Bez invazních metod je špatně odlišitelná od klasického „tongue-flicking“, protože z pouhého pozorování lze jen těžko určit, jestli se informace vyhodnocuje chuťovými pohárky nebo Jacobsonovým orgánem. Podle Schwenk (1985) „tongue-flicking“ mířený proti podkladu nebo předmětu značí převahu využívání chuťových pohárků pro vyhodnocení nad vomeronasálním orgánem. Tomu napovídá i fakt, že nejčastěji je toto chování pozorováno u Iguanidae, Agamidae a Chameleonoidea, zatímco u dalších čeledí už se jedná o klasický „tongue-flicking“ mířený do vzduchu a ne na podložku (Cooper 1994,1997).

2.3.2 Olfakce (NOS)

Při olfakci neboli čichu dochází k stimulaci olfaktorického smyslového epitelu dutiny nosní, procházejícím vzduchem s částicemi pachových látek (Schwenk 1993a,1993b).

Je nutno klasickou olfakci odlišovat od vomeronasální olfakce (Cooper a Burghardt 1990), která se vyhodnocuje v jiné části mozku a slouží pro vyhodnocování jiných podnětů (viz níže).

Podle hypotézy Cowlese a Phelana (1958) olfakce nedokáže tak dobře diskriminovat přijaté pachy jako vomerolfakce, ale je s ní možno operovat na větší vzdálenosti. Oproti vomerolfakci při ní nedochází k „tongue-flicking“. Mechanismus olfakce je podle této hypotézy spouštěč, který zachytí pach, vyvolá „tongue-flicking“ a následně i samotnou vomerolfakci. Olfakce je citlivá především na těžké látky s malou molekulární hmotností (Burghardt 1980; Schwenk 1993a).

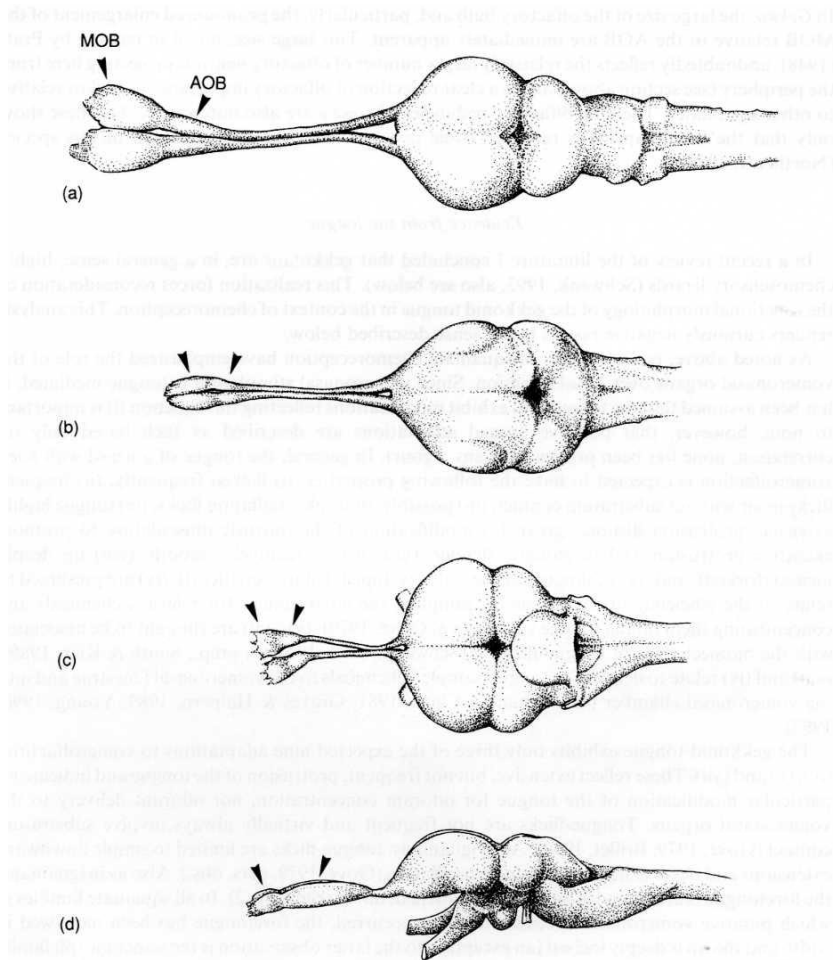
Senzorické neurony olfaktorického epitelu projektují vjemy do hlavního čichového laloku (přední část koncového mozku). Relativní velikost a objem této části je považován za jednu z nejlepších ukazatelů důležitosti olfakce pro Gekkota (viz obrázek č. 1) (Halpern 1987).

U skupiny Gekkota se považuje za majoritní chemicky-diskriminační smysl. První důkazy pro tuto tezi přinesl Pratt roku 1948 (podle Schwenk 1993a), když při anatomickém výzkumu u gekonů poukázal na fakt, že vedle většího vomeronasálního orgánu, je i čichový lalok jejich mozku mnohem vyvinutější než u ostatních ještěřů.

Bylo prováděno i několik pokusů, aby se prověřila převaha olfaktorické diskriminace nad vomerolfakcí. Na gekonovi druhu *Coleonyx variegatus* se zkoušela reakce na chemické podněty (Dial *et al.* 1989) – smotek vaty napařímovaný pachem cvrčka *Acheta domestica* jakožto kořisti bez vizuálního vjemu. Z dvaceti pokusných zvířat jen v pěti případech došlo před samotným útokem k použití „tongue-flicking“, u ostatních jen k útoku bez použití jazyka jako mediátoru, což ukazuje na převahu olfakce nad vomerolfakcí.

V jiném pokusu (Brillet 1990 podle Schwenk 1993a) byl u gekončika *Eublepharis macularius* použit jako čichový podnět kousek jater, schovaný mimo dohled pokusného zvířete. Během hledání ani po nalezení podnětu nedošlo k žádnému „tongue-flicking“, což dle experimentátora svědčí o užití olfakci (Brillet 1990 podle Schwenk 1993a).

U gekona *Pachydactylus turneri* v pokusu na chemickou diskriminaci potravy (Cooper 1999), při níž bylo použito vatových smotků napařímovaných pachem cvrčka *Acheta domestica*, vykazovala pokusná zvířata jiný způsob lovu, než osatní „sit and wait“ predátoři - byla zaznamenána buď absence, nebo velice nízká frekvence „tongue-flicking“ při



Obrázek č.1 – Relativní velikosti částí mozku u Squamata poukazující na rozvinutost daného smyslu. MOB – hlavní čichový lalok (olfakce), AOB – přídatný čichový lalok (vomeroľakce). A) *Gekko gecko* (Gekkonidae); B) *Anolis garmani* (Iguanidae); C) *Dipsosaurus dorsalis* (Iguanidae); D) *Varanus flavescens* (Varanidae). Přavzato z článku Schwenk 1993a

předkládání podnětu a následný útok na vatový smotek, při němž nebylo použito linguální diskriminace. Toto by mohlo svědčit o použité olfakci, která je spojena s nokturnálním způsobem života a možností detekovat pohyblivou kořist když je kvůli tmě nemožné vizuální vyhodnocování podnětů (Cooper 1999).

2.3.3 Vomerolfakce (VNO)

U fylogeneticky odvozenějších skupin se objevuje vomeronasální olfakce (Cooper a Burghardt 1990) - stimulace odděleného senzorického epitelu párového Jacobsonova orgánu, který je vychlípeninou nosní dutiny přímo nad vrchním patrem dutiny ústní. V rámci Squamata je VNO propojen přímo s ústní dutinou, a je stimulován chemikáliemi za použití jazyka jakožto mediátoru, který vzorky přináší do úst při chování známém jako „tongue-flicking“ (Cooper 1994; 1995a).

Jak bylo experimentálně zjištěno, vomerolfakce diskriminuje spíše netěkavé látky s vysokou molekulární hmotností (Halpern 1987) K vyhodnocování pak dochází v předávném čichovém laloku (AOB) (Halpern 1987). U rodu *Varanus* je tento lalok masivně hypertrofovaný, což naznačuje velkou převahu vomerolfakce nad olfakcí u této skupiny (Auffenberg 1981 podle Chiszar *et al.* 2009). Hadi jsou naprostými vomerolfaktorickými specialisty (Clark 2004).

Na vomerolfakci se provádí mnoho pokusů (Cooper 1990, 1995a, Schaerlaeken *et al.* 2008) souvisejících s „foraging mode“ viz níže.

Pokusy se provádí většinou tzv. smotkovou metodou (Cooper 1990, 1994, 1995b), tzn. že se zvířeti předloží stimulus – vatový smotek, neparfémovaný pachem kořisti. Jako kontrola se dává deionizovaná voda a jako kontrola ostrosti čichu kolínská voňavka naředěná tak, aby zvířatům neublížila při skousnutí. Sledovanými faktory pak jsou „tongue-flicking“ - jeho počátek, frekvence a recepce předložených podnětů, prodleva v kousnutí do kořisti a způsob útoku.

3. Obecné charakteristiky „Foraging mode“ u ještěřů

„Foraging mode“ je strategie, kterou zaujímá určitá skupina živočichů při opatřování potravy s ohledem na metabolické náklady této činnosti a relativní výtěžné hodnoty (Pianka 1966).

Dle způsobu obstarávání potravy jsou ještěři, děleni do dvou odvětví potravních strategií. Ty se liší v celé řadě aspektů - strategie lovu, pohybová aktivita, celková morfologie těla, morfologické adaptace, rozvinutost krypte, smyslové vybavení a rychlost metabolismu (Pianka 1966; Huey a Pianka 1981).

Na jedné straně jsou to ještěři se strategií „sit and wait“. Ti se při lovu přesouvají spíše na krátké vzdálenosti a poté zůstávají po dlouhou dobu na jednom místě (Pianka 1966), kde čekají bez pohybu, dokud nezaznamenají ve své blízkosti kořist a následně rychle útočí (Huey a Pianka 1981).

Na straně druhé „active foragers“ se vyznačují přesuny na dlouhé vzdálenosti, přičemž aktivně vyhledávají většinou skrytě žijící a méně pohyblivou kořist (Huey a Pianka 1981). Zastavení jsou většinou krátká a rychlá jen na útok a zpracování kořisti (Huey a Pianka 1981; Cooper 2005).

Některé z novějších výzkumů (Perry 1999; Butler 2005) ukazují, že toto rozdělení je pravděpodobně uměle vytvořené a spíše se jedná o kontinuum přechodů mezi těmito dvěma extrémy.

Jiní badatelé se též domnívají, že existuje třetí skupina tzv. „saltatory foragers“ (O'Brien *et al.* 1990; Cooper 2005) kteří tvoří jakýsi průnik vlastností obou extrémů. Ti by se měli vyznačovat při lovu delšími pauzami, kratšími vzdálenostmi, na které se pohybují a zároveň preferováním velmi malé a široce rozprostřené kořisti (O'Brien *et al.* 1990). Dvě všeobecně uznávané „foraging mode“ strategie jsou určovány hlavně dvěma proměnnými – počtem pohybů za minutu (MPM – movements per minute) a proporcí času stráveného pohybem (PTM – proportion of time spent moving) (Huey a Pianka 1981), obě tyto proměnné však mohou být zatíženy chybou způsobenou chováním jiným než je samotný lov. Proto se někdy uvádí i další proměnná PAM - proporce útoků na kořist objevené během pohybu (proportion of attacks on prey discovered while lizards are moving (Cooper *et al.* 1999). Tato proměnná ukazuje signifikantní a vysokou korelaci mezi PTM a PAM a rovněž vysokou i když nesignifikantní korelaci mezi MPM a PAM (Cooper *et al.* 1999). Nepoužívá se však příliš často, protože sběr dat v terénu je velmi časově náročný (Cooper *et al.* 1999).

3.1 „Sit and wait“ strategie

Někdy též nazýváni „ambush foragers“. Tato strategie je u ještěřů velice rozvinutá, jelikož je nenáročná na metabolické náklady a energeticky velice výhodná (Pianka 1966). Ještěři, u nichž se tato strategie objevuje, se vyznačují spíše pohyby na nevelké vzdálenosti, přičemž po tomto přesunu na jednom místě zůstávají dlouhou dobu (Pianka 1966; Huey a Pianka 1981). K definování se užívá paradigmatu dvou proměnných PTM a MPM, přičemž se

názory vědců na hranici, která určuje, jestli bude ještěr „sit and wait“ nebo „active forager“ nejsou jednotné (Cooper 2005). Někteří zařazují jakékoli ještěry s PTM vyšší než 14% (Huey a Pianka 1981) jako „sit and wait“ predátory, zatímco jiní je klasifikují (Cooper *et al.* 2001) podle hodnoty proměnné PTM jakožto vyšší nebo rovné 10%. Méně signifikantní výsledky přináší proměnná MPM a samotná nemá pro určení foraging mode velký význam.

Tato strategie odráží mnoho ekologických aspektů. Mezi jedny z nejdůležitějších patří preferovaný typ potravy. „Sit and wait“ predátoři se majoritně živí aktivní a mobilní kořisti v menším množství (Huey a Pianka 1981; O'Brien *et al.* 1990). Typicky jde o relativně velkou kořist (např. Diptera, Coleoptera, Orthoptera) (Huey a Pianka 1981).

Strategie lovu je velmi podobná u všech druhů – po dlouhé časové úseky zůstává na jednom místě bez jakéhokoli pohybu, vyčkává na procházející kořist, když ta se dostane do určité vzdálenosti, predátor zaútočí (Pianka 1966). Jak prokázaly dosavadní výzkumy (Cooper 1994, 1995b, 1997) „sit and wait“ predátoři se v rámci skupiny ještěrů primárně orientují pomocí zraku a u většiny druhů se nepodařilo prokázat, že dokáží rozeznávat pach kořisti (Cooper 1990; Cooper *et al.* 2000). V rámci Squamata částečnou odpověď na pachové stopy kořisti vykazovaly některé druhy hadů (*Crotalus horridus*, *Crotalus cerastes*, *Masticophis flagellum* – Secor 1995; Clark 2004), kteří oproti faktu, že reagují primárně na vizuální a termální vjemy (Chiszar a Scudder 1980), vybírají své loviště alespoň částečně podle koncentrace pachu kořisti, aby dosáhli co nejvyšší úspěšnosti lovu (Reinert a Cundall 1984; Clark 2004). U ještěra *Lialis burtonis* z australské čeledi Pygopodidae, kteří jsou sekundárně apodní a jsou v podstatě ekologickým analogem „sit and wait“ predátora typu hada, byly prováděny pokusy (Wall a Shine 2009), které měly za úkol zjistit, jestli dokáže stejně jako hadi detekovat pach kořisti a volit podle toho své loviště. Pokusy však ukázaly, že čich u něj při lovu ani hledání stanoviště nehraje žádnou roli.

Jedinou zatím prokázanou výjimkou je leguánek druhu *Liolaemus lemniscatus*, který je typickým „sit and wait“ predátorem, u něhož bylo ale experimentálně zjištěno, že v pokusném teráriu prokazatelně preferuje oblasti, které byly naparfémovány pachem kořisti, a tudíž podobně jako „sit and wait“ hadi skutečně používá chemorecepci k výběru loviště (Labra 2007).

„Sit and wait“ strategii objevujeme u Iguanida, Gekkonidae a Cordylidae (kde se vyvinula sekundárně) (Cooper 1995 c).

3.2 Active foragers

Opačnou strategií je tzv. „active foraging“ (někdy uváděni jako „wide foragers“). Ještěři s touto strategií se liší od „sit and wait“ predátorů v několika níže uvedených aspektech. Při získávání potravy se pohybují prostředím bez delších zastavení, čímž nabývají velmi vysokých hodnot na proměnné PTM (>10% nebo >14%) a to na velké vzdálenosti (Huey a Pianka 1981; Cooper 2001).

Kořist aktivních predátorů je často skrytá a málo pohyblivá, nebo relativně menší a agregovaná (např. Isoptera, Collembola) (Huey a Pianka 1981). Při lovu spoléhají hlavně na čich a chemické stopy kořisti, sekundárně též na zrak, ale v menší míře (Schwenk 1993a). Chemické podněty sbírají a vyhodnocují skrz Jacobsonův orgán (někdy též vomeronasální orgán) (Cooper 1994, 1995a; Cooper *et al.* 1999) pomocí „tongue-flicking“ (sběr molekul



Obrázek č. 2 – Vomeronasální orgán u Squamata. Převzato z článku Schwenk 1995

pachu pomocí jazyka a jeho vyhodnocování na vrchním patře dutiny ústní, kde se nachází vomeronasální orgán.

„Active foragers“ používají „tongue-flicking“ v různé frekvenci přímo během pohybu prostředím (Pianka 1966; Huey a Pianka 1981; Cooper 1990; Schaerlaeken *et al.* 2008), aby lokalizovali skrytou kořist. Byly prováděny četné pokusy, které prokázaly schopnost rozlišit pach kořisti od kontrolní látky a to bez jakéhokoli vizuálního vjemu (Cooper 1990, 1994, 1995a, 2005) jen ze smotků vaty neparfémovaných pachem kořisti, které jim byly předloženy v kombinaci s kontrolní látkou (deionizovanou vodou).

„Active foraging“ strategie se objevuje u čeledí Eublepharidae, Lacertidae, Scincidae, Anguinae, Helodermatidae a Varanidae (Cooper 1995c).

3.3 „Saltatory foragers“ nebo kontinuum

Nazývání též „cruise foragers“ nebo „start-stop foragers“ (Cooper 2005). Navzdory teorii o dichotomickém větvení dvou hlavních potravních strategií (Pianka 1966, Huey a Pianka 1981) jen na dva extrémy se objevuje ještě třetí strategie, která spojuje prvky obou předchozích a tvoří jakýsi přechodový článek mezi nimi (O'Brien *et al.* 1990; Cooper 2005). Jako takový ale potřebuje měření další proměnné a to AD (Average duration) – průměrné trvání pohybů, ne pouze jejich počet (MPM) (Cooper 2005). Pokud se pak podíváme na specifika této strategie, uvidíme několik zajímavých vlastností, které se ani u jedné z předchozích nevyskytují (například preferovanou kořist – rovnoměrně rozloženou v prostoru, relativní malé velikosti vůči predátorovi - O'Brien *et al.* 1990).

Zatímco pohyby „sit and wait“ predátora jsou málo frekventované a krátké a většinu času tráví bez pohybu, vyznačuje se tato strategie pohyby frekventovanými, i když trvání pohybů je stále hodně krátké v poměru k dlouhým pauzám (Cooper 2005). „Saltatory foragers“ jsou však obecně široký pojem a některé druhy se více přibližují k aktivním predátorům, jelikož u nich převládají spíše rychlé přerušované pohyby na krátké vzdálenosti s krátkými zastaveními (O'Brien *et al.* 1990). Tato kategorie je však poněkud kontroverzní tím, že se liší způsobem lovu a použitých smyslů v rámci jedné kategorie. „Saltators“ blíží se spíše „sit and wait“ predátorům (např. *Eremias linoocelata*, *Meroles suborbitalis*) (O'Brien *et al.* 1990) jsou stejně jako oni závislí na vizuálním vjemu vnímání kořisti, pokud se sami zrovna nepohybují (Cooper 1994). „Saltators“ kteří se ekologií blíží aktivním predátorům (*Eremias namaquensis*, *Ichnotropis squamulosa*) (O'Brien *et al.* 1990), mají lépe vyvinutý Jacobsonův orgán a kořist detekují chemicky (Cooper 2005). Takováto kategorizace má tedy jen limitované využití.

Stále častěji vyplouvá na povrch myšlenka, že obě potravní strategie jsou spíše extrémny se škálou přechodů mezi nimi (Perry 1999; Butler 2005; Cooper 2005).

4. Morfologické a ekologické aspekty způsobu vyhledávání kořisti

Spolu s dichotomickým rozdělením na „sit and wait“ a „active foragers“ se objevují určité adaptace na jednu nebo druhou potravní strategii (Pianka 1966; Huey a Pianka 1981; Cooper 2005). Může jít o adaptace několika typů, především však morfologické (stavba těla, jazyka, přizpůsobení končetin) nebo ekologické (predace, způsob útěku apod.) (Vitt a Congdon 1978; Huey a Pianka 1981).

4.1 Morfologie těla

Předpokládá se, že „foraging mode“ velice významně ovlivňuje celkovou morfologii těla predátora, která má za cíl úsporu energetických nákladů, účinnost útoku i rychlost zpracování kořisti, aby nedošlo k nadměrnému vystavení se predaci (Vitt a Congdon 1978; Verwaijen a Van Damme 2007).

Výrazný rozdíl byl zjištěn u morfologie. U „sit and wait“ predátorů, u nichž není potřeba rychlého pohybu je celková stavba těla robustnější, v průměru kratší, často s výstupky na těle umocňující krypsi (Vitt a Congdon 1978).

U „active foragers“, pro jejichž způsob života (Huey a Pianka 1981) je rychlost a minimalizace nákladů spojených s pohybem stěžejní, je tělní morfologie celkově velmi štíhlá, s nohama adaptovanými pro rychlý pohyb a často s dlouhým ocasem (Vitt a Congdon 1978).

4.2 Hlava a ústní ústrojí

„Sit and wait“ mají často vyšší a širší hlavu než aktivně lovící predátoři (Verwaijen a Van Damme 2007). Předpokládá se, že aby maximalizovali relativní výtěžek z kořisti a zároveň minimalizovali náklady spojené s lovem, soustředí se na kořist, která je relativně větší. Ta bývá často tvrdá a vyžaduje větší sílu v čelisti na její zpracování (Huey a Pianka 1981). To umožňují vyvinutější svalové adduktory (Verwaijen a Van Damme 2007).

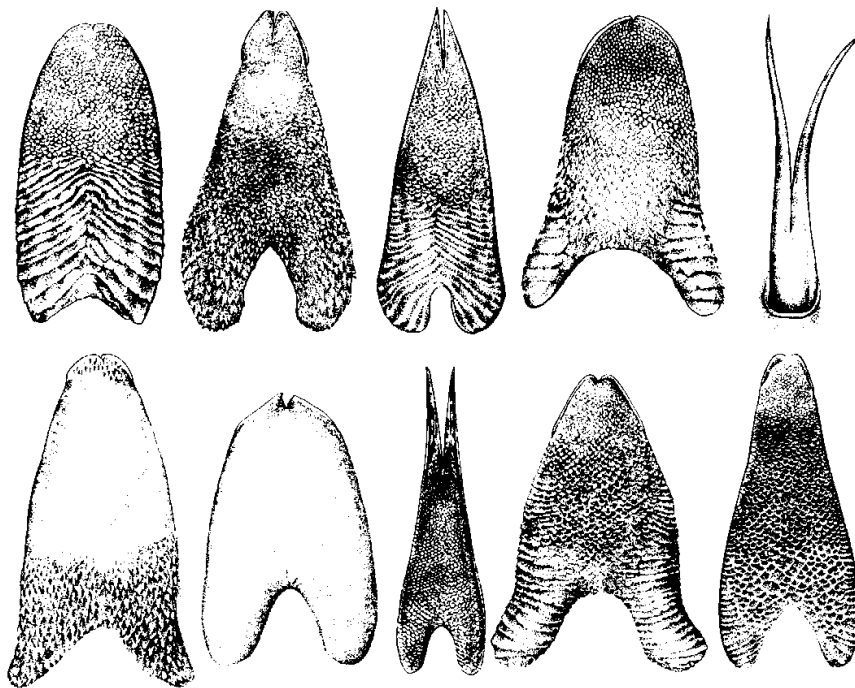
Oproti tomu aktivní predátoři mají spíše kratší lebku, což souvisí s tím, že jejich kořist je většinou měkká a menší a není potřeba tak silné čelisti k jejímu zpracování (Verwaijen a

Van Damme 2007). Zároveň krátká čelist umožňuje rychlejší manipulaci s kořistí zkrácením žvýkacích cyklů a minimalizuje dobu, po kterou je „active forager“ bez pohybu a tudíž vystavený predátorům (Verwaijen *et al.* 2002).

4.3 Jazyk

Jazyk jako jeden z nejdůležitějších orgánů pro smyslové vnímání pachu kořisti přes vomeronasální orgán vykazuje značnou odlišnost u obou skupin predátorů. Jazyk „sit and wait“ predátorů je často tupě zakončen, s vyvinutější svalovinou pro mechanickou manipulaci s potravou, spíše širší a postrádající vidlicovité rozštěpení (Schwenk 1993a). Chemoreceptorických buněk v Jacobsonově orgánu je signifikantně mnohem méně (Schwenk 1995).

U aktivních predátorů je jazyk značně přizpůsoben potřebě chemické diskriminace kořisti. Je u nich proto mnohem delší než u „sit and wait“ predátorů, s hlubokým vidlicovitým



Obrázek č. 3 - Variace v morfologii jazyka u Squamata z dorzálního pohledu. Anetriorová část směřuje nahoru.

Zleva doprava: *Xantusia* (Xantusiidae, Scincomorpha); *Abronia* (Anguinae, Anguimorpha); *Podarcis* (Lacertidae, Scincomorpha); *Coleonyx* (Gekkonidae, Gekkota); *Varanus* (Varanidae, Anguimorpha); *Gonocephalus* (Agaminae, Iguania); *Crotaphylus* (Crotaphylidae, Iguania); *Cnemidophorus* (Teiidae, Scincomorpha); *Cordylus* (Cordylidae, Scincomorpha); *Dasia* (Scincidae, Scincomorpha) Ilustrovala Mary Jane Spring. Převzato z článku Schwenk 1995

rozštěpem (Schwenk 1993a; Cooper 1995a). V závislosti na tom má jejich vomeronasální (Jacobsonův) orgán, který vyhodnocuje informace přijaté přes jazyk, velkou abundanci chemoreceptorických buněk, jejichž počet se zvyšuje s rostoucí predační aktivitou (Cooper 1997).

4.4 Postavení potravních strategií v potravních řetězcích

Foraging mode ovlivňuje krom potravního chování samotného sledovaného predátora i způsob, kterým je on sám predován (Huey a Pianka 1981). „Active foragers“, kteří loví málo pohyblivou kořist, za níž se pohybují v širokém areálu, jsou často kořistí „sit and wait“ predátorů (např.: *Bitis caudalis*) (Huey a Pianka 1981). To odráží i jejich způsob reakce na predátora, kterým je nejčastěji útek (Vitt a Congdon 1978).

Oproti tomu „sit and wait“ predátory nejčastěji loví „active foragers“ (Huey a Pianka 1981). „Sit and wait“ predátoři jako obranu před nimi používají především kryptické zbarvení, nepohyblivost, tělní výstupky (ostré šupiny, špičaté výrůstky na hlavě...) (Vitt a Congdon 1978).

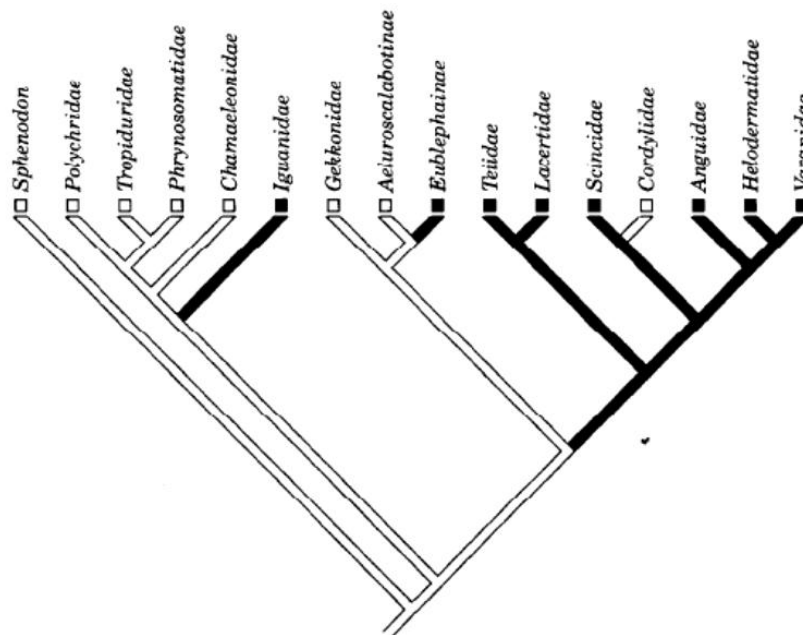
5. Fylogenetické vztahy u potravních strategií

Systém Squamata je dosud nejasnou a diskutovanou záležitostí. Podle morfologických znaků (Estes 1988) se předpokládalo, že existuje monofyletická linie Iguania (zahrnující leguány, agamy a chameleony), druhá linie se nazývá Scleroglossa a zahrnuje skupiny Gekkota a Autarchoglossa. Autarchoglossa se posléze dělí ještě na Scincomorpha a Anguimorpha (ta obsahuje jak Anguioidea, tak i Varanoidea) (Estes 1988).

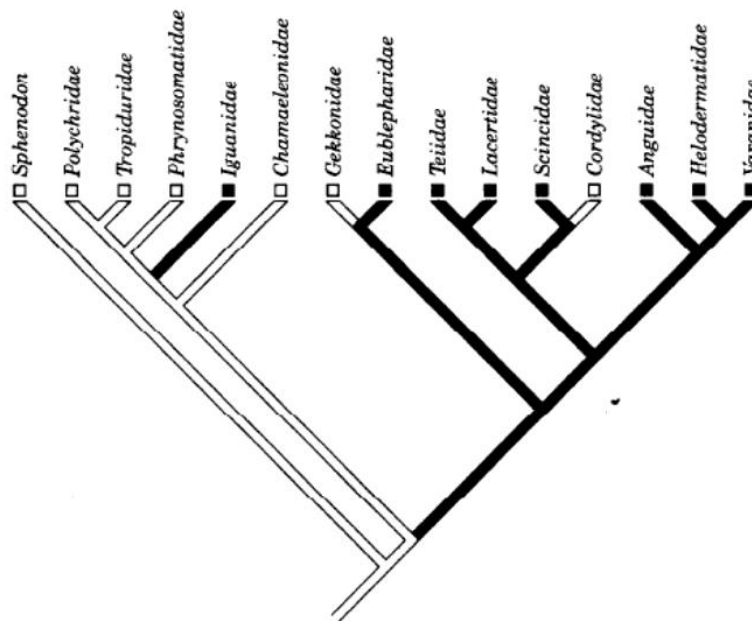
V rámci linie Iguania se ukazuje, že zde schopnost chemické diskriminace kořisti až na výjimky chybí a majoritní je vizuální vyhodnocování podnětů při lovu (Cooper 1995c). Velké druhy Iguanidae v linii Iguania jsou často herbivorní a zauímají tak odlišné foraging mode – velcí herbivoři vyhledávají potravu aktivně, ale používají vizuální vjemy k jejímu vyhodnocování (Cooper 1995c).

Oproti Iguanida u Scleroglossa nacházíme obě strategie. V rámci Gekkota - Gekkonidae jsou typicky „sit and wait“ predátoři s převahou vizuální orientace a popřípadě olfakce, zatímco u Eublepharidae se projevuje aktivní potravní strategie s převahou olfakce a vomerolfakce (Schwenk 1993a; Cooper 1995c). Cooper ve svém článku o fylogenezi (Cooper 1995c) a chemické diskriminaci předkládá více strategií, jak u Eublepharidae mohla vzniknout vomerolfakce a „active foraging“ - tato strategie se vyvinula buď nezávisle na Autarchoglossa (obrázek 4), nebo došlo v rámci Gekkota k sekundárnímu přechodu na „sit and wait“ strategii u Gekkonidae a u Eublepharidae tato strategie zůstala (obrázek 5).

U Autarchoglossa nacházíme v řádu Scincomorpha u téměř všech čeledí – Teiidae, Lacertidae, Scincidae (s výjimkou Cordylidae) primárně „active foraging“ s převahou vomeronasální olfakce (Cooper 1989, 1995c). U čeledi Cordylidae se sekundárně vyvinula „sit and wait“ strategie a vymizela schopnost chemické diskriminace kořisti (Cooper 1995c). U Anguimorpha je „active foraging“ spolu s velmi vyvinutou vomerolfakcí zastoupen u všech čeledí - Anguidae, Helodermatidae a Varanidae.



Obrázek č. 4 – Fylogeneze foraging mode a chemické diskriminace kořisti (s předpokladem, že u Eublepharidae vznikla odděleně od Autarchoglossa) Černé linie kladogramu ukazují active foraging nebo herbivorii (Iguanidae). Bílé „sit and wait“ strategii. Převzato z článku Cooper 1995c



Obrázek č. 5 – Fylogeneze foraging mode a chemické diskriminace kořisti (s předpokladem, že chemická diskriminace a „active foraging“ vznikly u společného předka Scleroglossa) Černé linie kladogramu ukazují active foraging nebo herbivorii (Iguanidae). Bílé „sit and wait“ strategii. Převzato z článku Cooper 1995c

6. Potravní preference

Potravní preference závisí na mnoha faktorech a mohla by být adekvátně popsána jako vztah mezi absolutní a relativní abundancí veškeré potenciální potravy, proporce každého jídla v celkové dietě a rizika spojená s příjmem této potravy (Emlen 1966).

Potravní preference se rovněž může měnit v závislosti na abundanci určité potravy, kondici zvířete, momentální sytosti nebo enviromentálních změn (Emlen 1966).

6.1 Preference na základě chuti

Myšlenkou, jak a jestli ještěři vnímají chuť se zabýval Schwenk (1985), který podle množství a umístění chuťových pohárků na jazyce určoval chuťově citlivější a méně citlivé druhy. Chuťové preference byly prováděny na několika druzích ještěřů. Jako první Rensch a Eisentraut (1927) (podle Stanger-Hall *et al.* 2001) provedli pokus, ve kterém ještěři rodu *Lacerta* a *Anguis*, byli vystaveni vyšším teplotám a poté jim byla podána ochucená voda

k pití. Chuťové vjemy byly: sladká, slaná, hořká a kyselá voda, přičemž sladkou pokusní ještěři preferovali nad ostatními (Rensch a Eisentraut 1927 podle Stanger-Hall *et al.* 2001). V tomto pokusu však nebyla vůbec přítomna kontrola – neochucená voda, navíc mohl být tento pokus silně ovlivněn chemorepcí, protože oba použité rody jsou „active foragers“ s rozvinutou chemorepcí (Cooper 1990). Podle pozdějších výzkumů prováděných přímo s ochucenou kořistí (Stanger-Hall *et al.* 2001; Shanbhag *et al.* 2010) se však také prokázala preference sladké chuti.

Pokus byl prováděn u *Anolis carolinensis* (Stanger-Hall *et al.* 2001), u kterého je známo, že jako zástupce linie Iguanida primárně spoléhá na vizuální vjemy a „tongue-flicking“ je u něj zaznamenán jen vzácně (Schwenk 1985). Také čichový lalok není zvětšený a tudíž by zde neměl zatěžovat pokus chybou – vyhodnocení podnětu na základě chemického vjemu na dálku. Veškeré vyhodnocování by tak mělo být na základě chuti (Cooper 1989). Při pokusech bylo prokázáno, že preferuje cvrčky *Acheta domestica* ochucené dextrózou a maltodextrinem (sladké) nad kontrolními neochucenými. Zároveň po prvních zkušenostech ochmítá ty ochucené Quinin-hydrochloridem (hořké) a preferuje kontrolní neochucené (Stanger-Hall *et al.* 2001),.

U mláďat lepoještěra *Calotes versicolor* se při pokusech zaměřených na asociativní učení ukázala potravní preference při podávání larev bource morušového (*Bombyx mori*). Mláďata po prvních zkušenostech preferovala sladké larvy obalené sacharózou a odmítala larvy hořké obalené Chloroquin fosfátem (Shanbhag *et al.* 2010). Po přijetí larvy hořké chuti ho často vyplivli, intenzivně používali „tongue-flicking“ a otírali tlamu o misku v teráriu (Shanbhag *et al.* 2010).

6.2 Preference barvy

Na preferenci barvy u kořisti zatím neproběhlo mnoho výzkumů. Předpokládá se, že preference barvy bude především u vizuálně se orientujících ještěřů (Mayhew 1963; Shanbhag *et al.* 2010). Větší význam mají u herbivorních zástupců evoluční linie Iguania.

Jeden takový výzkum proběhl na čukvalách *Sauromalus obesus*, které jsou převážně herbivorní a ukazuje se u nich potravní preference na základě barvy (Mayhew 1963). Jako potrava jim byly předkládány květy *Gazania* sp., které tvoří velkou část jejich přírodní diety. Byly předkládány ve čtyřech barevných formách (všechny jsou přírodně se vyskytující, ne

šlechtěné) – bílá, žlutá, oranžová a bronzová. Aby se otestovalo, jestli preferencím podléhá jen barva, nebo i textura, byly podány žluté květy *Hypericum* sp. Jednoznačně prokázáno bylo, že nejpreferovanější jsou žluté květy *Gazania* sp. Mezi oranžovými, bronzovými a žlutými květy *Hypericum* sp. nebyl významný rozdíl. Bílé květy však byly ignorovány a zvíře je začalo přijímat jedině ve chvíli, kdy nebyla k dispozici žádná jiná barva (Mayhew 1963). Jelikož malou část potravy čukvaly může tvořit rovněž hmyz, v další části výzkumu (Mayhew 1963) byla snaha znovu prokázat potravní preferenci barvy na motýlech. Zatímco šedě zbarvený zavíječ *Galleria mellonella* nevyvolal žádnou reakci, žlutě zbarvené motýly *Colias eurytheme* se čukvaly pokoušely lovit. I v případech, kdy byl lov úspěšný, zvíře kořist vyplivnulo a nechalo být (Mayhew 1963). Hlavním indikátorem byla tedy spíše jen žlutá barva připomínající květy (Mayhew 1963).

U experimentu zaměřeného na asociativní učení (Shanbhag *et al.* 2010) byly mláďatům *Calotes versicolor* předkládány larvy bource morušového (*Bombyx mori*) na Petriho miskách oranžové, zelené a číré barvy. Naprostá většina mláďat preferovala i bez předchozí zkušenosti larvy z oranžově zbarvené misky nad těmi ze zelené nebo číré. Podle experimentátora pravděpodobně využívají asociace barvy a potravy i při lovu v přírodě (Shanbhag *et al.* 2010).

6.3 Preference na základě energetické výhodnosti

Ve fylogenetické větvi Iguania (Estes *et al.* 1988; Cooper 1995c) u čeledí Agamidae, Gerrhosauridae, Iguanidae a Scincidae, druhy, které vahou přesahují 300 gramů jsou téměř vždy herbivoři, nebo rostlinná strava tvoří majoritní složku jejich potravy. Druhy, jejichž hmotnost je méně než 50 – 100 gramů jsou často karnivorní nebo insektivorní. Tato potravní preference však není vázána jen na druhy, ale dochází k ní i v rámci věkových skupin jednoho druhu jako jev, který se nazývá „ontogenetický posun“ (Pough 1973; Christian *et al.* 1984; Cooper a Lemos-Espinal 2001). Mladí jedinci velkých herbivorů totiž často bývají v mláděcím věku insektivorní a to do chvíle, než dosáhnou určité velikosti a váhy (rozpětí se zpravidla pohybuje mezi 50 a 300 gramy a je závislé na druhu)(Pough 1973).

Menší druhy nebo mláďata velkých herbivorů jsou většinou insektivorní nebo karnivorní. Pro mláďata se totiž vyplatí preferovat živočišnou potravu nad rostlinnou, jelikož

z ní relativně ke svému metabolismu vytěží více energie a podporují rychlejší růst, jak dokazují některé pokusy (Mayhew 1963; Cooper a Lemos-Espinal 2001).

Velké druhy živící se výhradně hmyzem by nebyly schopny pokrýt vysoké metabolické výdaje těla a je pro ně výhodnější preferovat imobilní rostlinnou potravu, ze které sice nedostanou tolik energie, ale také jí tolik nespotřebují při jejím obstarávání (Pough 1973)

U čeledí Anguidae, Chamaeleontidae, Helodermatidae, Teiidae a Varanidae se navzdory faktu, že mnoho druhů v dospělosti přesahuje 300 gramů nevyvinula herbivorie (Pough 1973). Jelikož by hmyz nedokázal z nutričního hlediska pokrýt metabolické náklady tak velkého těla, přechází tyto druhy po dosažení určité váhy na klasickou karnivorii – lov obratlovců (Pough 1973).

Pokusy na potravní preference a ontogenetický posun proběhly v rámci Iguania např. na druhu *Ctenosaura pectinata* (Cooper a Lemos-Espinal 2001), v němž byly předkládány mláďatům a dospělcům nejdříve vzorky potravy - cvrčka (*Acheta domestica*) a římského salátu (*Lactuca sativa*), v druhé části pak smotkovou metodou (Cooper 1990, 1994, 1995b) ověřovali, zda chemicky rozeznávají i vzorky pachů předložené potravy.

Pokusy ukázaly, že mláďata přijímala ve všech případech cvrčky, pouze v jednom však i salát. Oproti tomu dospělci přijímali hlavně salát, a v menší míře i cvrčky. Chemická diskriminace v tomto případě odpovídala předchozím pokusům – mláďata pomocí „tongue-flicking“ odpovídala silně na pach cvrčka, ale ne na pach salátu, zatímco dospělci odpovídali silně na pach salátu i cvrčka (Cooper a Lemos-Espinal 2001).

V pokusu na druhu galapážského leguána *Conolophus pallidus* se testovalo, jestli potravní preference je založena na nutriční hodnotě potravy, jak se ve svém článku zmiňuje Emlen (1966). V pokusu (Christian *et al.* 1984) byla analyzována jakožto ukazatel kvality přijímané potravy její energetická hodnota, procentuální zastoupení celulózy, dusíku a vápníku. Z výsledků vyplývalo, že dokáží volit nutričně výhodnou stravu, která je vždy mezi preferovanými (listy a květy rodů *Lantana* a *Cordia*). Zároveň však ne vždy je preferovaná potravina nutričně hodnotná – v suché části roku jsou kupříkladu preferovány plody opuncie (*Opuntia*), které přestože mají nízkou nutriční hodnotu, tvoří podstatnou složku v příjmu vody (Christian *et al.* 1984).

7. Charakteristiky sledovaných skupin

U této práce věnuji zvláštní zřetel třem skupinám ještěřů – agamám, gekonům a varanům. Nejlépe totiž odpovídají definicím odvětví foraging mode a demonstrují postupné vystřídání smyslů v závislosti na potravní strategii od vizuálních (agamy) (Cooper 1989), přes vizuální a olfaktorické (gekoni) (Schwenk 1993a) až k vomeronasální diskriminaci (varani) (Auffenberg 1981; Chiszar *et al.* 2009). Níže tedy uvádím shrnutí pro tyto skupiny.

7.1 Agamy

Skupina většinou denních „sit and wait“ predátorů spoléhajících při vyhledávání kořisti především na zrak (Cooper 1989). Jsou součástí evoluční větve Iguania, z fylogenetického a evolučního hlediska (Cooper 1995c) je u nich převažující vizuální diskriminace podnětů. Pokusy probíhaly například na druzích *Agama agama*, *Calotes mystaceus*, *Laudakia stellio* - smotkovou metodou (Cooper 1990, 1994, 1995b). Potvrdil se předpoklad, že pro insektivorní druhy agam jsou majoritním orientačním smyslem zrakové vjemy, zatímco chemická vomeronasální diskriminace - „tongue-flicking“, se objevuje jen v zanedbatelném množství případů a to navíc jen ojediněle bez zvyšování frekvence u kořisti nebo během hledání (Cooper 1989, 1999). U omnivorních druhů se spolu s přidáním rostlinné složky potravy do celkové diety ukazuje i částečné chemické vyhodnocování podnětů (Cooper 2000) – u druhu *Pogona vitticeps* se experimentálně zjistilo, že se významně zvyšuje frekvence „tongue-flicking“ při předložení rostlinné (mrkev – *Daucus carota*) i živočišné potravy - cvrčka (*Acheta domestica*) oproti kontrolnímu stimulu (deionizovaná voda). Pravděpodobně zde jde o evoluční odvození, které se vyvinulo na základě potřeby vyhodnocování nutriční hodnoty rostlinné složky (Cooper 2000).

7.2 Gekoni

Gekoni jsou skupinou velice různorodou jak z potravního hlediska, tak používanými smysly (Schwenk 1993a; Cooper 1999). Gekkonidae jsou jako čeleď primárně „sit and wait“ predátoři spoléhající na vizuální vjemy. U druhů, které zaujímají „sit and wait“ strategii je majoritním smyslem zrak a vizuální podněty kořisti (např.: *Gecko gecko*, *Uroplatus fimbriatus*, *Uroplatus fantasticus*) a na chemické podněty kořisti neodpovídají žádným způsobem („tongue-flicking, orientovaný pohyb směrem ke stimulu) (Cooper a Habegger

2000). U druhů žvících se omnivorně nebo částečně nektarem z květů (např.: rod *Rhacodactylus*) se může projevat olfakce a vomerolfakce (Schwenk 1993a, 1995; Cooper a Habegger 2000) citlivá jak na rostlinné (čekanka – *Cichorea*), tak živočišné (cvrček – *Acheta domestica*) podněty (Cooper a Habegger 2000). Oproti tomu u Eublepharidae (např.: *Eublepharis macularius*, *Goniurosaurus luii*), u nichž se vyvinul „active foraging“ se ukazuje jasná převaha vomeronasální a olfaktorické lokalizace kořisti (Cooper a Habegger 2000) citlivá na živočišné, ale ne na rostlinné podněty (Cooper a Habegger 2000).

7.3 Varani

Varani jsou jako skupina řazeni do „active foragers“ (Auffenberg 1981 podle Chiszar *et al.* 2009) mají se za skupinu s nejodvozenější a nejvíce vyvinutou vomerolfakcí (Schwenk 1995), která je pravděpodobně majoritním smyslem používaným při lovu. Zrak je u varanů poměrně dobře vyvinut – pohybující se kořist jsou schopni detekovat až na vzdálenost 300 metrů. Kvůli malému množství tyčinek v sítnici oka je vidění za sníženého osvětlení u varanů špatné. (Ciofi 1999)

Pokusy na druzích *Varanus exanemathicus* a *Varanus gouldii* při nichž bylo užito vatových smotků neparfémovaných pachem kořisti prokázalo, že tyto druhy rozpoznávají především chemické stopy kořisti (Cooper 1989). *Varanus albigularis* vyhodnocuje jak vizuálně, tak i chemoreceptoricky (Kaufman *et al.* 1996) jak ukázaly testy, při nichž jim byly předkládány ulity hlemýžďů *Helix aspersa* a *Helix aspersa* s pachem a bez pachu. Testy na mláďatech *Varanus komodensis* byly prováděny jinou metodou (Chiszar *et al.* 2009). Mláďatům byly postupně předkládány krabíčky obsahující živou myš v kombinacích: průhledná neperforovaná (poskytuje vizuální podněty, ale ne chemické), průhledná perforovaná (poskytuje vizuální i chemické podněty), neprůhledná neperforovaná (kontrola, nepropouští nic), neprůhledná perforovaná (jen chemické podněty) (Chiszar *et al.* 2009). Výsledky ukazují, že používají jak vizuální tak chemické, ale odpověď je mnohem silnější u chemických vlivů. Vizuální vjem zde funguje především jako spouštěč a poté nastupuje klasický „tongue- flicking“ (Chiszar *et al.* 2009).

8. Závěr

„Foraging mode“ není pouhou potravní strategií, ale ovlivňuje celou řadu životních aspektů a projevů zvířete. „Sit and wait“ predátoři se při lovu vyznačují vyčkáváním na lovišti bez sebemenšího pohybu, spoléhaje při detekci kořisti pouze na vizuální vjemy. Dlouhou dobu se myslelo, že žádné druhy nedokáží detekovat pach kořisti, i když by to v mnoha případech mohlo fungovat podobně jako u „sit and wait“ hadů, kteří si chemoreceptoricky vybírají místa největší abundance kořisti, nebo vyčkávají poblíž ochozů své kořisti. Při laboratorních pokusech s druhem *Liolaemus lemniscatus* se však ukázalo, že toto pravidlo nemusí fungovat u všech, jelikož tento leguán prokazatelně používá chemoreceptci a zdržuje se na místech předchozího výskytu kořisti stejně jako „sit and wait“ hadi.

„Active foragers“ se pohybují průběžně terénem, přičemž používají „tongue-flicking“ pro přenos molekul pachů do vomeronasálního orgánu kde je vyhodnocují. Spoléhají primárně na chemickou diskriminaci kořisti, pomocí které dokáží přesně lokalizovat kořist na relativně blízké vzdálenosti. Dosud však nebylo prováděno mnoho pokusů na samotnou olfakci (která by měla zachytit pachy na velké vzdálenosti a být spouštěčem „tongue-flicking“, který se používá až na samotnou vomeronasální olfakci) u jiných skupin, než gekonů, kde může rovněž hrát rovněž velkou roli. Ta by vyžadovala pokusy na větší vzdálenosti se zamezením vomerolfakce.

Potravní strategie ovlivňují celou řadu morfologických znaků, jakým jsou celková morfologie těla, délka ocasu, tvar jazyka, délka čelistí i jejich stisk. Potravní strategie rovněž ovlivňuje postavení predátora v potravních řetězcích, ač se tomuto tématu věnuje málo prací.

Potravní preference se projevují hlavně u druhů herbivorních a omnivorních a sledují zastoupení rostlinné a živočišné složky v rámci jednotlivých druhů, u nichž dochází k ontogenetickému posunu v příjmu potravy spolu s fází růstu. Potravní preference na základě barvy je dosud prozkoumána jen málo a to především na herbivorních druzích. Jedním z otevřených polí možného dalšího výzkumu by bylo zkoumání potravních preferencí na základě barvy u insektivorních druhů, jelikož prováděné výzkumy byly vesměs na druzích herbivorních nebo omnivorních a výsledky by se mohly znatelně lišit.

9. Seznam zkratek

- AD** – Average duration (proměnná používaná u „Saltatory foragers“ – průměrné trvání pohybů)
- AOB** – Accessory olfactory bulb (přídavný čichový lalok - vomerolfakce)
- MOB** – Main olfactory bulb (hlavní čichový lalok - olfakce)
- MPM** - Movements per minute (proměnná používaná k vyhodnocování „foraging mode“ - počet pohybů za minutu)
- NOS** – Nasal Olfactory System (chemoreceptorický systém odpovědný za funkci olfakce)
- PAM** - Proportion of attacks on prey discovered while lizards are moving (proměnná používaná k vyhodnocování „foraging mode“ – počet útoků na kořist objevenou během pohybu)
- PTM** – Proportion of time spent moving (proměnná používaná k vyhodnocování „foraging mode“ – proporce času strávená pohybem)
- VNO** – Vomeronasální orgán (chemoreceptorický systém odpovědný za funkci vomerolfakce. Viz. Jacobsonův orgán)

10. Seznam použité literatury

*sekundární citace jsou označeny hvězdičkou

***Auffenberg, W.** (1981). *The behavioral ecology of the Komodo monitor*. University Press of Florida,

Baruš, V., a Oliva, O. (1992). *Plazi-Reptilia*. Academia.

Benes, E. S. (1969). Behavioral evidence for color discrimination by the whiptail lizard, *Cnemidophorus tigris*. *Copeia*, 707-722.

***Brillet, C.** (1990). Role des informations olfactives et visuelles dans la discrimination du sexe chez deux especes de geckos nocturnes: *Eublepharis macularius* et *Paroedura pictus*. *Biology of Behaviour*, 15(1), 1-22.

Burghardt, G. M. (1980). Behavioral and stimulus correlates of vomeronasal functioning in reptiles: Feeding, grouping, sex, and tongue use. In *Chemical Signals* (pp. 275-301). Springer US.

Butler, M. A. (2005). Foraging mode of the chameleon, *Bradypodion pumilum*: a challenge to the sit-and-wait versus active forager paradigm?. *Biological Journal of the Linnean Society*, 84(4), 797-808.

Cantwell, L. R., a Forrest, T. G. (2013). Response of *Anolis sagrei* to Acoustic Calls from Predatory and Nonpredatory Birds. *Journal of Herpetology*, 47(2), 293-298.

Ciofi, C. (1999). The Komodo dragon. *Scientific American*, 280(3), 84-91.

Clark, B. F., Amiel, J. J., Shine, R., Noble, D. W., a Whiting, M. J. (2014). Colour discrimination and associative learning in hatchling lizards incubated at 'hot' and 'cold' temperatures. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 68(2), 239-247.

Clark, R. W. (2004). Timber rattlesnakes (*Crotalus horridus*) use chemical cues to select ambush sites. *Journal of Chemical Ecology*, 30(3), 607-617.

Cooper Jr, W. E. (1989). Absence of prey odor discrimination by iguanid and agamid lizards in applicator tests. *Copeia*, 472-478.

Cooper Jr, W. E. (1995a). Evolution and function of lingual shape in lizards, with emphasis on elongation, extensibility, and chemical sampling. *Journal of Chemical Ecology*, 21(4), 477-505.

Cooper Jr, W. E. (1995b). Prey chemical discrimination and foraging mode in gekkonoid lizards. *Herpetological Monographs*, 120-129.

- Cooper Jr, W. E.** (1995c). Foraging mode, prey chemical discrimination, and phylogeny in lizards. *Animal Behaviour*, 50(4), 973-985.
- Cooper Jr, W. E.** (1999). Prey chemical discrimination in ambush foragers: absence in representatives of two additional iguanian lizard families and probable olfactory mediation in a gekkonine gecko. *Chemoecology*, 9(4), 155-159.
- Cooper Jr, W. E., a Habegger, J. J.** (2000). Lingual and biting responses to food chemicals by some eublepharid and gekkonid geckos. *Journal of Herpetology*, 360-368.
- Cooper Jr, W. E., Vitt, L. J., Caldwell, J. P., a Fox, S. F.** (2001). Foraging modes of some American lizards: relationships among measurement variables and discreteness of modes. *Herpetologica*, 65-76.
- Cooper, Jr, W. E.** (2000). Chemosensory discrimination of plant and animal foods by the omnivorous iguanian lizard *Pogona vitticeps*. *Canadian journal of zoology*, 78(8), 1375-1379.
- Cooper, W. E.** (1990). Prey odor detection by teiid and lacertid lizards and the relationship of prey odor detection to foraging mode in lizard families. *Copeia*, 237-242.
- Cooper, W. E.** (1994). Chemical discrimination by tongue-flicking in lizards: a review with hypotheses on its origin and its ecological and phylogenetic relationships. *Journal of Chemical Ecology*, 20(2), 439-487.
- Cooper, W. E.** (1997). Correlated evolution of prey chemical discrimination with foraging, lingual morphology and vomeronasal chemoreceptor abundance in lizards. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 41(4), 257-265.
- Cooper, W. E.** (2005). The foraging mode controversy: both continuous variation and clustering of foraging movements occur. *Journal of Zoology*, 267(2), 179-190.
- Cooper, W. E., a Burghardt, G. M.** (1990). Vomeroolfaction and vomodor. *Journal of Chemical Ecology*, 16(1), 103-105
- Cooper, W. E., a Lemos-Espinal, J. A.** (2001). Coordinated ontogeny of food preference and responses to chemical food stimuli by a lizard *Ctenosaura pectinata* (Reptilia: Iguanidae). *Ethology*, 107(7), 639-653.
- Cooper, W. E., Whiting, M. J., Van Wyk, J. H., le, P., a Mouton, F. N.** (1999). Movement-and attack-based indices of foraging mode and ambush foraging in some gekkonid and agamine lizards from southern Africa. *Amphibia Reptilia*, 20(4), 391-400.
- Cowles, R. B., a Phelan, R. L.** (1958). Olfaction in rattlesnakes. *Copeia*, 77-83.

Dial, B. E., Weldon, P. J., a Curtis, B. (1989). Chemosensory identification of snake predators (*Phyllorhynchus decurtatus*) by banded geckos (*Coleonyx variegatus*). *Journal of Herpetology*, 224-229.

Emlen, J. M. (1966). The role of time and energy in food preference. *American Naturalist*, 611-617.

Estes, R., de Queiroz, K., a Gauthier, J. (1988). Phylogenetic relationships within Squamata. *Phylogenetic Relationships of the Lizard Families*, 119-281.

Ganeshina, O., a Vorobyev, M. (2009). A contractile cochlear frame is a common feature of the hearing organs in Gekkota (sauria, Squamata): a comparative study. *Brain, Behavior and Evolution*, 74(2), 87-101.

Hall, M. I. (2008). Comparative analysis of the size and shape of the lizard eye. *Zoology*, 111(1), 62-75.

Halpern, M. (1987). The organization and function of the vomeronasal system. *Annual Review of Neuroscience*, 10(1), 325-362.

***Herrick, C. J.** (1908). On the phylogenetic differentiation of the organs of smell and taste. *Journal of Comparative Neurology and Psychology*, 18(2), 157-166.

Huey, R. B., a Pianka, E. R. (1981). Ecological consequences of foraging mode. *Ecology*, 62(4), 991-1002

Chiszar, D., a Scudder, K. M. (1980). Chemosensory searching by rattlesnakes during predatory episodes. In *Chemical Signals* (pp. 125-139). Springer US.

Chiszar, D., Krauss, S., Shipley, B., Trout, T., a Smith, H. M. (2009). Response of hatchling Komodo dragons (*Varanus komodoensis*) at Denver Zoo to visual and chemical cues arising from prey. *Zoo Biology*, 28(1), 29-34.

Chou, L. M., Leong, C. F., a Choo, B. L. (1988). The role of optic, auditory and olfactory senses in prey hunting by two species of geckos. *Journal of Herpetology*, 349-351.

Christian, K. A., Tracy, C. R., a Porter, W. P. (1984). Diet, digestion, and food preferences of Galapagos land iguanas. *Herpetologica*, 205-212.

Kaufman, J. D., Burghardt, G. M., a Phillips, J. A. (1996). Sensory cues and foraging decisions in a large carnivorous lizard *Varanus albigularis*. *Animal Behaviour*, 52(4), 727-736.

Labra, A. (2007). The peculiar case of an insectivorous iguanid lizard that detects chemical cues from prey. *Chemoecology*, 17(2), 103-108.

- Mayhew, W. W.** (1963). Some food preferences of captive *Sauromalus obesus*. *Herpetologica*, 10-16.
- Nonoyama, J.** (1936). The distribution of taste buds on the tongue of some Reptilia. *J. Sci. Hiroshima Univ. Ser. B*, 5, 57-66.
- O'Brien, W. J., Browman, H. I., a Evans, B. I.** (1990). Search strategies of foraging animals. *American Scientist*, 78(2), 152-160.
- Perry, G.** (1999). The evolution of search modes: ecological versus phylogenetic perspectives. *The American Naturalist*, 153(1), 98-109.
- Pianka, E. R.** (1966). Convexity, desert lizards, and spatial heterogeneity. *Ecology*, 1055-1059.
- Pough, F. H.** (1973). Lizard energetics and diet. *Ecology*, 837-844.
- *Pratt, C. W.** (1948). The morphology of the ethmoidal region of *Sphenodon* and lizards. In *Proceedings of the Zoological Society of London* (Vol. 118, No. 1, pp. 171-201). Blackwell Publishing Ltd.
- Regalado, R.** (2003). Roles of visual, acoustic, and chemical signals in social interactions of the tropical house gecko (*Hemidactylus mabouia*). *Caribbean Journal of Science*, 39(3), 307-320.
- Reinert, H. K., Cundall, D., a Bushar, L. M.** (1984). Foraging behavior of the timber rattlesnake, *Crotalus horridus*. *Copeia*, 976-981.
- *Rensch, B., a Eisentraut, M.** (1927). Experimentelle Untersuchungen über den Geschmackssinn der Reptilien. *Zeitschrift für vergleichende Physiologie*, 5(3), 607-612.
- Sakaluk, S. K., a Belwood, J. J.** (1984). Gecko phonotaxis to cricket calling song: a case of satellite predation. *Animal Behaviour*, 32(3), 659-662.
- Secor, S. M.** (1995). Ecological aspects of foraging mode for the snakes *Crotalus cerastes* and *Masticophis flagellum*. *Herpetological Monographs*, 169-186.
- Sexton, O. J., Hoger, C., a Ortleb, E.** (1966). *Anolis carolinensis*: effects of feeding on reaction to aposematic prey. *Science*, 153(3740), 1140-1140.
- Shanbhag, B. A., Ammann, V. H., a Saidapur, S. K.** (2010). Associative learning in hatchlings of the lizard *Calotes versicolor*: taste and colour discrimination. *Amphibia-Reptilia*, 31(4), 475-481.
- Schaerlaeken, V., Herrel, A., a Meyers, J. J.** (2008). Modulation, individual variation and the role of lingual sensory afferents in the control of prey transport in the lizard *Pogona vitticeps*. *Journal of Experimental Biology*, 211(13), 2071-2078.

Schwenk, K. (1985). Occurrence, distribution and functional significance of taste buds in lizards. *Copeia*, 1985(1), 91-101.

Schwenk, K. (1993a). Are geckos olfactory specialists?. *Journal of Zoology*, 229(2), 289-302.

Schwenk, K. (1993b). The evolution of chemoreception in squamate reptiles: a phylogenetic approach. *Brain, Behavior and Evolution*, 41(3-5), 124-137.

Schwenk, K. (1995). Of tongues and noses: chemoreception in lizards and snakes. *Trends in Ecology and Evolution*, 10(1), 7-12.

Stanger-Hall, K. F., Zelmer, D. A., Bergren, C., and Burns, S. A. (2001). Taste discrimination in a lizard (*Anolis carolinensis*, Polychrotidae). *Copeia*, 2001(2), 490-498.

Verwajen, D., and Van Damme, R. (2007). Does foraging mode mould morphology in lacertid lizards?. *Journal of Evolutionary Biology*, 20(5), 1950-1961.

Verwajen, D., Van Damme, R., and Herrel, A. (2002). Relationships between head size, bite force, prey handling efficiency and diet in two sympatric lacertid lizards. *Functional Ecology*, 16(6), 842-850.

Vitt, L. J., and Congdon, J. D. (1978). Body shape, reproductive effort, and relative clutch mass in lizards: resolution of a paradox. *American Naturalist*, 595-608.

Wall, M., and Shine, R. (2009). The Relationship Between Foraging Ecology and Lizard Chemoreception: Can a Snake Analogue (Burton's Legless Lizard, *Lialis burtonis*) Detect Prey Scent?. *Ethology*, 115(3), 264-272.