

**Univerzita Karlova v Praze**  
**Přírodovědecká fakulta**

Studijní program: Zoologie



Mgr. Olga Šimková

**Tělesná velikost jako implicitní faktor:  
příkladové studie o životních strategiích a chování**

**Body size as an implicit factor:  
case studies of life-history strategies and behaviour**

Dizertační práce  
Školitel: Doc. RNDr. Daniel Frynta, Ph.D.  
Praha 2016

**Prohlášení:**

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

V Praze, 12. 8. 2016

Podpis

## **Poděkování**

Zadanou disertační práci jsem sice vypracovala samostatně, nicméně přesto by nebyla nikdy dokončená, kdyby k ní nepřispěli různí lidé (kromě spoluautorů přiložených publikací, samozřejmě). Nepodíleli se sice přímo na jejím sepsání, ale starali se o mě, abych mohla pracovat. Byla to především moje rodina a můj přítel. Dále si můj obrovský dík zaslouží všichni, kteří se se mnou starali o zvířata v chovu. Zvláště bych pak chtěla poděkovat těm, kteří mi pomáhali v posledním roce, kdy toho bylo, vzhledem k nejintenzivnějšímu úsilí na vypracovávání publikací a vlastního textu dizertace, potřeba především. Nakonec bych chtěla vyjádřit svůj dík zvířatům. Vím, že je jim to srdečně jedno, protože je vztahu k mé osobě zajímalo především, jestli jim nesu krmění. Přesto, aniž to všichni ti hroznýši, krajty, užovky, myši, potkani, kuřata, vačice, švábi a další živočichové, tušili, obohatili můj život o mnoho znalostí a zkušeností. Ne vždy to bylo pro obě strany bezbolestné, ale dělala jsem, co jsem mohla, aby pro ně život v chovu znamenal opravdu pobyt v lidské péči...

## Abstrakt

Velikost je jedním z nejdůležitějších faktorů, který ovlivňuje veškerou biologii zvířat. Tato práce obsahuje čtyři publikace (I – IV), v nichž jsem se spolu se spoluautory pokusila objasnit různé souvislosti velikosti těla, a to ve čtyřech různých situacích u čtyř různých taxonů, většinou šupinatých plazů (Lepidosauria).

- I. Vrhly hroznýšovce kubánského (*Chilabothrus angulifer*) mají často vychýlený poměr pohlaví. Mláďata se rodí tak velká, že mohou na rozdíl od příbuzných druhů hroznýšovců přijímat stejný druh kořisti jako dospělci. Prokázali jsme, že obě pohlaví se rodí ve stejné velikosti a neliší se ani tvarem těla. Velké rozměry novorozenců a dlouhá doba dožití vedou ke značnému překryvu generací. To by mohlo vysvětlit naše zjištění, že malé samice rodí hlavně syny, zatímco velké dcery. Samci hroznýšovců jsou menší než samice, zřejmě jsou méně filopatričtí a navíc během období páření nepřijímají potravu. Lze tedy předpokládat, že samice podle vlastní velikosti těla manipulují poměrem pohlaví tak, aby snížily pravděpodobnost kompetice s vlastními mláďaty.
- II. Varan mangrovový (*Varanus indicus*) vykazuje jeden z nejvýraznějších velikostních pohlavních dimorfismů mezi varany. My jsme sledovali růst mláďat od vylíhnutí do téměř plné velikosti. Zjistili jsme, že obě pohlaví mají na začátku stejnou velikost i rychlost růstu, dokud se růst po roce a půl znatelně nezpomalí. U samic k tomu dochází dříve, čímž ve výsledku dosáhnou výrazně menší velikosti než samci.
- III. Hroznýš mexický (*Boa imperator*) mění v ontogenezi velmi výrazně svou velikost. My jsme od narození zároveň s růstem po čtyři roky sledovali i chování. S věkem a velikostí docházelo i ke změnám v chování, jednotlivci však vykazovali i jistou konzistenci, která přetrvávala po celou dobu sledování a která splňuje kritéria pro personalitu.
- IV. V zoologických zahradách nejsou savci zastoupení rovnoměrně ani náhodně. Zmapovali jsme druhové složení savců v ZOO po celém světě a zároveň jsme zjišťovali, jak lidé hodnotí krásu savců. Velikost zvířete do značné míry určuje nákladnost jeho chovu, přesto se v ZOO objevují preferenčně velké druhy. Dle naší analýzy se v ZOO tedy chovají hlavně zvířata velká, a dále ta která lidé vnímají jako krásná a mají relativně velký mozek.

## Abstract

Body size has a potential to influence almost any trait in animal biology. The thesis contains four case studies (I – IV) covering four various situations and four various taxa, mainly squamate reptiles (Lepidosauria). Body size is a connecting factor for all these studies, in which I and my co-authors tried to elucidate various implications of body size.

- I. The sex ratio in Cuban boa (*Chilabothrus angulifer*) litters is often male or female biased. The neonates are so large, that are able to accept the same type of prey as are adults (in contrast to the other *Chilabothrus* species). We found that both the sexes are of the same size and shape at birth. Large size of the neonates a long lifespan lead to considerable generation overlaps. This could clarify our findings that small females produce sons whereas the larger ones deliver daughters. Males are smaller than females, probably also less philopatric and refuse food during breeding season. We can conclude that females manipulate the sex ratio of neonates according to its own body size, in order to decrease the probability of competition with their own offspring.
- II. Mangrove-dwelling monitor lizard (*Varanus indicus*) shows one of the greatest degrees of sexual size dimorphism among monitor lizards. We recorded the growth of the individuals from hatch to almost the maximal body size. We found that the males and females are of the same size at hatch and show the same growth rate until it slows down after one and half year of age. Females reach that point earlier than males. Thus, the remarkable dimorphism is generated by different timing of (fast) growth.
- III. Northern common boa (*Boa imperator*) undergoes considerable size changes in its ontogeny. We recorded growth and behaviour of boas from birth up to four years of age. The size as well as the behaviour developed during the ontogeny, but the individuals showed also a consistency to some degree. This consistency persisted during the whole study and meets the criteria of personality.
- IV. Mammals in Zoos are selected neither equally nor accidentally. We checked the world-wide Zoo collections and simultaneously investigated aesthetical preferences toward the mammals. Body size of an animal determinates the cost of its keeping in Zoo. In spite of the fact the world-wide Zoo collections are biased to large species. According to our analysis, Zoos are keeping predominantly large, beautiful and big-brained mammals.

# Obsah

<b>1 Úvod .....</b>	<b>2</b>
1.1 Slovo na úvod .....	2
<b>2 Cíle práce .....</b>	<b>3</b>
<b>3 Obecná část.....</b>	<b>4</b>
3.1 Velikost coby veličina ke studiu biologie zvířat .....	4
3.2 Velikost a životní strategie: rodičovské investice do mláďat.....	6
3.2.1 Příkladová studie I: Vliv velikosti matky na sekundární poměr pohlaví u hroznýšovce kubánského ( <i>Chilabothrus angulifer</i> ) .....	8
3.3 Velikost z ontogenetického hlediska - růst.....	10
3.3.1 Faktory ovlivňující růst: potrava a teplota .....	10
3.3.2 Parametry růstu: doba trvání a rychlost .....	12
3.3.3 Příkladová studie II: Růst a velikostní pohlavní dimorfismus varana mangrovového ( <i>Varanus indicus</i> ).....	13
3.4 Velikost a chování .....	15
3.4.1 Velikost a personalita zvířat.....	15
3.4.2 Vliv tělesné velikosti na náš vztah ke zvířatům .....	18
3.4.3 Příkladová studie IV: Vliv různých faktorů na množství a skladbu savců v lidské péči .....	19
<b>4 Závěr .....</b>	<b>21</b>
<b>5 Použitá literatura .....</b>	<b>22</b>
<b>6 Příloha A.....</b>	<b>33</b>
6.1 Seznam publikací zahrnutých v disertační práci .....	33
<b>7 Příloha B.....</b>	<b>34</b>
7.1 Seznam prací přiložených k disertační práci .....	34

# Úvod

## 1.1 Slovo na úvod

Není nic radostnějšího pro chovatele a milovníka zvířat, než když se narodí mládě (snad jen pokud se narodí víc mlád'at, do jistého množství, samozřejmě). Mlád'ata jsou nápadná už jen svou drobnou velikostí (a, ovšem, také dětským schématem, Lorenz 1943), která dojíká tolik lidí (Glocker 2009, Kruger 2015)... Vědce však okamžitě podníká k nejrůznějším úvahám o tělesné velikosti.

Tělesná velikost je tak široké téma, že pokud je uchopíme z různých konců, zdá se, jako by spolu ani nesouvisely. Během svého magisterského studia jsem se věnovala sledování růstu hroznýšovitých hadů, takto bylo koncipované i téma mého dizertačního projektu. Hroznýši však patří ke zvířatům celkově pomalým, proto ani mé postgraduální studium nemělo výrazný spád. Během doby, kdy jsem postupně sbírala údaje o růstu, velikostech a rozmnožování, účastnila jsem se i projektů (mnohem dynamičtějších) svých kolegů, které s tématem mé disertační práce více či méně souvisely. Výsledky publikace o estetickém hodnocení savců (IV) pak překvapivě zapadly do původní oblasti mého zájmu - tělesná velikost se totiž ukázala jako jeden z nejsilnějších faktorů, který ovlivňuje vnímání zvířat člověkem a jejich zastoupení v zoologických zahradách.

Jednotlivé publikace budou postupně diskutovány v širších souvislostech na následujících stránkách. Protože se práce o hodnocení krásy savců (IV) zabývá vlastní velikostí hodnocených zvířat jen okrajově a ve velmi obecné rovině, a také vzhledem k původnímu zaměření své disertační práce, budu diskutovat velikost a růst především u šupinatých plazů a z nich hlavně hadů.

## 2 Cíle práce

Tato práce si ve svých jednotlivých částech klade za cíl zodpovědět následující otázky:

- Rozhoduje u hroznýšovce kubánského (*Chilabothrus angulifer*), druhu s extrémně velkou porodní váhou, velikost matky o výsledném poměru pohlaví ve vrhu?
- Jakým způsobem vzniká velikostní pohlavní dimorfismus u varana mangrovového (*Varanus indicus*) a jak probíhá růst tělesné velikosti od mláděte do téměř plného vzrůstu u samců a samic?
- Jak se mění chování hroznýše mexického (*Boa imperator*) v průběhu ontogeneze, a tedy s růstem tělesné velikosti? Je jeho chování v jednoduchých testech opakovatelné? Splňuje individuální variabilita v chování kritéria pro personalitu?
- Hraje tělesná velikost zvířat roli v lidském vnímání jejich krásy a má vliv na jejich zastoupení v zoologických zahradách ve světě?



## 3 Obecná část

### 3.1 Velikost coby veličina ke studiu biologie zvířat

Velikost těla je bezpochyby faktor, který v přírodě hraje nesmírně důležitou roli a právem přitahuje pozornost vědců v nejrůznějších oblastech výzkumu. Škála velikostí, kterou můžeme vidět u živočichů, je neuvěřitelně široká, od nejmenších vložkoců (Placozoa) a žahavců (Cnidaria) po plejtváka obrovského (*Balaenoptera musculus*). Značné rozpětí ve velikosti těla se projevuje ale i u blízké příbuzných druhů, např. v rámci rodu *Varanus* najdeme při shodném morfotypu nejmenší druhy s délkou těla zhruba 10 cm, stejně jako tvarově velmi podobného varana komodského (*Varanus komodoensis*), delšího než 1 m.

Velikost se tedy v evoluci projevuje jako značně plastická vlastnost (např. Keogh et al 2005). Ve skutečnosti ale změna velikosti neznamená jen zvětšení nebo zmenšení organismu, mění se téměř všechno v jeho životě. Například nejrůznější ekologické záležitosti jako je schopnost ukrýt se před predátory nebo se jim ubránit, možnost využívání různých zdrojů (žraní ptačích vajíček vyžaduje od hadů velkou tlamu) nebo prostředí (pohyb ve větvích stromů se vylučuje s vysokou hmotností) ale i life-history strategie. Velikost těla tvoří jednu z hlavních os určujících r- a K-strategii. Mezi K-strategie s pomalým životním cyklem najdeme většinou zvířata velká (anakonda, výjimkou je např. slepýš), zatímco r-strategové se rekrutují z řad drobných živočichů (leguánci, anolisové, ale v rámci hroznýšovitých hadů i krajta mřížkovaná (Shine et al 1998a)). Navíc ke změnám nedochází izometricky, ve smyslu matematické podobnosti, ale projevují se allometrie, například v morfologii a anatomii, aby tělesná stavba vyhověla změnám biomechanickým požadavkům (Schmidt-Nielsen 1984), nebo metabolismus, a z něj vyplývající energetické nároky zvířete (Schmidt-Nielsen 1984, Glazier 2005).

Velikost je ale také vlastnost, která, jakkoliv je v intuitivní rovině jasná, nemá jednoznačně dané vyjádření. Jako měřítko velikosti se při výzkumu živočichů používá nejčastěji celková délka nebo délka těla (bez ocasu) či hmotnost. Tyto proměnné spolu často korelují (často velmi úzce), nejsou však v izometrickém vztahu – hmotnost obvykle roste se třetí mocninou délky. Pro nepoučeného člověka to v praxi to může vést k různým nejasnostem - například jako největší žijící živočich všech dob se uvádí plejtvák obrovský (*Balaenoptera musculus*) s největší udávanou délkou 33 m, přestože délka těla některých sauropodních dinosaurů se udává až přes 40 m. U kolosů typu *Seismosaurus* ale na větší

část těla připadal dlouhý tenký ocas a krk (Gillette 1991), takže odhady hmotnosti se pohybují na zhruba polovině největších kosticovců (Mazzetta et al 2004). Podobně je tomu u největšího hada, kde se o prvenství dělí štíhlejší krajta mřížkovaná (*Python reticulatus*) a mohutnější anakonda velká (*Eunectes murinus*) coby nejtěžší had (Murphy et al 1997). Z tohoto důvodu není zcela přesný ani běžně používaný BMI (index tělesné hmotnosti, body mass index) pro hodnocení hmotnosti u lidí, protože podhodnocuje tloušťku malých lidí a naopak nadhodnocuje hmotnost nadprůměrně vysokých jedinců (Kratochvíl et Flegr 2009).

Kromě celkových rozměrů se při popisu velikosti organismu používají i další proměnné – rozměry různých tělních částí např. délka čelistí, tarsu, velikost oka, hmotnost vybraných tělních orgánů atd., podle druhu zkoumaného živočicha a povahy prováděného výzkumu.

Vyhodnocujeme-li tedy velikost, používáme v zásadě konstrukt, který vytváříme pomocí různých statistických metod, např. analýzy hlavních komponent (PCA) z různých naměřených rozměrů, u kterých předpokládáme, že k oné „idealizované“ velikosti izometricky přispívají (I, II, ii).

Klíčové informace poskytují poměry jednotlivých naměřených hodnot vůči sobě navzájem nebo nějaké složce prostředí (např. velikost nory).

Další rozměr ve studiu velikosti poskytuje čas. K rychlým a výrazným změnám velikosti dochází nejen na evoluční škále, ale i v průběhu ontogeneze, obzvlášť u větších živočichů, kteří mají relativně malá mláďata. Například u hroznýše královského je hmotnostní rozdíl mezi matkou a mládětem přibližně stonásobný (5 kg a 50 g).

Délkový rozdíl v daném případě je ovšem menší, zhruba pětinasobný (2,2 m a 42 cm). Délka a hmotnost spolu sice korelují, mají však jiný řád. Proto mohou být drobné změny velikosti mnohem snáze detekovány pomocí hmotnosti. Na druhou stranu je hmotnost výrazně variabilnější, takže poskytuje v různých ohledech jiný druh informace než délka. Zatímco přírůstek délky (obvykle jako následek kosterního růstu) je až na vzácné výjimky (Wikelski et Thom 2000) nevratný, hmotnost častěji kolísá, a více tak odráží aktuální podmínky, v nichž se zvíře nachází. Ze vzájemného vztahu (prostého či různě spočítaného, např. s korekcí na mocninový řád) se odvozuje tělesná kondice (iii), která často vysvětluje různé životní projevy lépe než hmotnost či délka samotná, např. u zmije skvrnitě (*Vipera aspis*) rozhodovala o rozmnožení se danou sezónu právě tělesná kondice (Naulleau et Bonnet 1996).

Hmotnost je univerzální veličina, která se dá změřit u všech organismů, a to poměrně snadno a velmi přesně. Navíc vysvětluje značnou část variability v mnoha proměnných. Ačkoliv sama nemusí být příčinou, je hmotnost a její změny dobrým korelátem.

### **3.2 Velikost a životní strategie: rodičovské investice do mlád'at**

Životní strategie zahrnují celkový životní cyklus zvířete, jeho životní „rozhodnutí“, která by měla maximalizovat jeho fitness. Nejčastěji se týkají: rychlosti růstu, velikosti a věku při dospívání, rodičovských investic, velikosti vrhu a mlád'at při narození/vylíhnutí, počtu snůšek/vrhů za rok, konečné či asymptotické velikosti, délky života, míry úmrtnosti v různém věku či v různých životních fázích (juvenilní vs. dospělost) atd.

Důsledkem „rozhodnutí“, jak velká bude porodní velikost mláděte a kolik do něj tedy rodič investuje, může naprosto zásadně ovlivnit nejen samotné aktuální přežití těsně po porodu/vylíhnutí, ale i mnoho aspektů v jeho budoucím životě.

Potomstvo slouží k tomu, aby přeneslo geny svých rodičů do dalších generací a celý proces rozmnožování by měl být vyladěný tak, aby toto předání maximalizoval. Předpokládá se, že většina plazů se během svého života množí opakovaně, přestože empirické studie to ne vždy potvrzují (Madsen et Shine 1994). Každá samice proto musí volit mezi možnostmi svého aktuálního a budoucího množení, velikostí jednotlivého mláděte a celého vrhu/snůšky a případnou péčí o snůšku. Velká samice si může dovolit investovat v absolutním měřítku více, proto velikost vrhu nebo mlád'at často koreluje s velikostí samice (např. Madsen, et Shine 1994, Bertona et Chiaraviglio 2003)

Velikost při narození/vylíhnutí se v některých případech ukazuje jako klíčová nejen pro aktuální přežití či performanci vylíhnutého/narozeného mláděte (Shine et al 1997), ale i do budoucna (Jayne et Bennett 1990, Sinervo 1990, Gregory et Prelypchan 1994). Možných důvodů je víc - menší mládě má menší výdrž (Jayne et Bennet 1990, Shine et al 1997), menší teplotní stabilitu (Pearson et al 2003, Blouin-Demers 2003), z principu víc potenciálních predátorů a vyšší metabolismus, a proto i relativně větší energetické nároky. Malá velikost například zvyšuje riziko úhynu během hibernace u užovek proužkovaných (*Thamnophis sirtalis*) (Shine et al 2001). Zdá se tedy, že mlád'ata s větší porodní velikostí mají v mnoha ohledech lepší počáteční podmínky.

Na druhou stranu mohou malá mlád'ata v příhodných podmínkách tuto počáteční nevýhodu kompenzovat rychlejším růstem. Například v naší studii (III) nesouvisela

velikost při narození s žádnou z dalších vyšetřovaných morfologických či behaviorálních charakteristik po celé další čtyři roky, tj. až do dospění značné části sledovaných jedinců.

Mlád'ata extrémně prekociálních druhů, jako jsou šupinatí plazi, přicházejí na svět již plně vyvinutá a vybavená k samostatnému přežití. Přesto však i jejich chování ovlivňuje do jisté míry zkušenost. Naznačuje to studie na chřestýších *Crotalus cerastes* (Clark et al. 2016) v přírodě, u nichž tohoroční mlád'ata vykazovala nižší efektivitu lovu než dospělí. Mlád'ata užovky indické (*Coleognathus helena*) se zase během svých prvních lovů jednoznačně zdokonalovala v zacházení s kořistí (Mehta 2009). Naproti tomu se vliv zkušenosti neprokázal u antipredační odpovědi mlád'at několika druhů hroznýšovitých hadů, která se při počtu stimulů nemění, a to jak ve zvlášť designovaných pokusech, tak v běžném provozu chovu (Landová et al, Cikánová et Šimková, obojí nepublikovaná data, III). K modulaci antipredační odpovědi sice s časem dochází, nikoliv však na základě habituace, nýbrž ontogeneze.

Obecně se předpokládá, že mortalita před dospěním je výrazně vyšší než v jiných obdobích života. Tento předpoklad je však těžké ověřit, protože mlád'ata se obvykle vyznačují ještě skrytějším způsobem života než jejich často nenápadní rodiče. Pike et al (2008) se pokusili rozřešit tuto otázku teoreticky. V jejich modelu vycházela mortalita v juvenilní fázi větší než u dospělců daného konkrétního druhu, ale ne dramaticky (v průměru jen o 13 %). Větší pravděpodobnost přežití vykazovali druhy živorodé, tato pravděpodobnost však klesala s velikostí vrhu/snušky. Větší investice do počáteční velikosti jednoho mláděte tedy zvyšuje jeho šanci, že se dožije dospělosti.

Tomuto zjištění odpovídají i výsledky studie provedené na několika druzích hroznýšů s různou porodní velikostí. Malá mlád'ata měla skutečně vyšší mortalitu, a to i v bezpečných a kontrolovaných podmínkách chovu v zajetí (VeJVodová 2014).

Zvětšení porodní velikosti, a to jak na vnitrodruhové, tak na mezidruhové úrovni, tedy pomáhá lépe překonat nebezpečnou juvenilní fázi života.

My jsme se v příkladové studii I zaměřili na druh s neobyčejně velkými mlád'aty a často nevyváženým poměrem pohlaví ve vrhu. Zajímalo nás, zda je vychýlený poměr pohlaví v mnoha vrzích jen dílem náhody, nebo se uplatňuje i velikost matky a potenciální kompetice velkých mlád'at s malými matkami.

### 3.2.1 Příkladová studie I: Vliv velikosti matky na sekundární poměr pohlaví u hroznýšovce kubánského (*Chilabothrus angulifer*)

Hroznýšovec kubánský (*Chilabothrus angulifer* (Cocteau et Bibron, 1840)) je největší zástupce rodu žijící endemicky na Kubě a okolních ostrovech (Sheplan et Schwarz 1974, Reagan 1984, Tolson 1987, Reynolds et al 2016). Maximální délka se udává až 4 m, Sheplan a Schwarz (1974) v přírodě ani my v zajetí (Frynta, Šimková, Vejvodová, Cikánová nepublikovaná data) jsme se ale nesetkali s jedincem delším než 230 cm. Ze všech zástupců rodu je nejrobustnější, výjimečně vážit i přes 10 kg (Šimková 2007).

Při chovu v zajetí jsme zjistili, že poměr pohlaví je u mnoha vrhů vychýlený, vyskytly se i vrhy čistě samčí nebo samičí. Hroznýšovec kubánský rodí extrémně velká mláďata (~ 180 g), jedna z největších mezi hady, což svědčí o extrémní mateřské investici do jednoho mláděte. Proto jsme se zaměřili na velikost samic. Kromě toho jsme zaznamenali také parametry vrhů a velikost mláďat. Celkem jsme analyzovali údaje o 42 matkách, 62 vrzích a 306 (174 samců, 132 samic) mláďatech, shromážděných za ca 12 let.

S poměrem pohlaví ve vrhu korelovala signifikantně pouze délka těla samice a přítomnost nevyvinutých vajíček. Vrhly s vysokým podílem samců často obsahovaly nevyvinutá vajíčka a pocházely od malých samic, zatímco u velkých samic stoupalo zastoupení dcer. Hmotnost nebo kondice samice v době početí nehrála roli.

Situace, kdy malé samice rodí mláďata hlavně jednoho pohlaví by se dala vysvětlit rozdílem ve velikosti samců a samic při narození a příslušnou menší mateřskou investicí, v daném případě do samců. Dospělí samci jsou skutečně menší než samice (Šimková 2007), u mláďat se ale pohlavní dimorfismus neprojevil v žádném ze sledovaných znaků. Lze tedy zamítnout Trivers-Willardovu hypotézu, že samice mohou do jednoho pohlaví investovat méně (Trivers-Willard 1973).

Alternativním vysvětlením je hypotéza kompetice o místní zdroje (local resource competition) (Clark 1978), kdy si mohou velká mláďata brzy začít se svou matkou konkurovat. Hroznýšovci kubánští jsou už od narození schopní (a narozdíl od jiných druhů v rodu ochotní), bez problémů přijímat jako kořist savce a ptáky stejně jako dospělí. Malé samice tedy rodí spíše samce, kteří buď emigrují, nebo alespoň nedorostou do takové velikosti. Na druhou stranu si velké staré samice mohou dovolit rodit dcery, protože bude ještě dlouho trvat, než dorostou do aktuální velikosti svých matek (a ty se toho možná už ani nedožijí).

Takto neobvyklý systém nemá obdoby ani na jiných antilských ostrovech, kde žijí ostatní příslušníci rodu *Chilabothrus*. I druhy, které dosahují podobné dospělé velikosti (do

2 m) jako *Ch. angulifer*, rodí velké množství malých mlád'at, okolo 20 či 30 mlád'at (vs. nejčastěji 4 u kubáského druhu), ca 15 - 20 g těžká (Hanlon 1964, Frynta et al, rozpracovaný manuskript), která se živí drobnými ještěry z rodu *Anolis* či žabkami apod., kterých je na Antilách velká diverzita (Schwartz et Henderson 1991) i denzita (vlastní pozorování). Později v ontogenezi u větších druhů dochází k „přepnutí“ z ektotermní kořisti na savce a ptáky (Reagan 1984, Koenig et al 2007, Reynolds et al 2016).

Na Kubě ale bylo z nějakého důvodu bylo potřeba, aby mlád'ata „přeskočila“ nejranější fázi vývoje. Jedním z vysvětlení by mohla být konkurence se sympatrickými pahroznýšky z rodu *Tropidophis*, kteří obsadili niku malých „ještěrožravých“ hadů (největší z nich, pahroznýšek skvrnitý, *T. melanurus* dorůstá nejvýš okolo 1 m, novorozený *Ch. angulifer* měří okolo 75 cm). Je pochopitelné, že nezkušené mládě by z kompetice s dospělým hadem nevyšlo jako vítěz. Další možností, která se s předchozí nevyklučuje, je, že podmínky na Kubě velkou velikost samic jednoduše umožňují (nebo v nedávné době umožňovaly), protože zde žila a žije dostatečně velká kořist (hutie, štetinatci, leguáni apod.), byť možná ne v takovém množství, aby uživila i stejně velké samce, podobně jako je tomu například u krajt kobercových (*Morelia spilota*) na ostrově Garden u Austrálie (Pearson et al 2002).

Extrémně velká mlád'ata mohou být jedním z důvodů, proč hroznýšovec kubánský vykazuje také velmi výrazný pohlavní dimorfismus ve velikosti, který se projevuje především v hmotnosti – samice jsou zhruba dvakrát těžší než samci (Šimková 2007). Je tomu tak i přesto, že samci tohoto druhu spolu v době rozmnožování bojují a velikost pro ně znamená výhodu (Shine 1978, Shine 1994). Protože však SSD vzniká jako výsledek selekčního tlaku na každé pohlaví zvlášť, v tomto případě se jako silnější ukázala selekce na plodnost samic, podobně jako u zmijí obecných, kde jsou samice také větší než samci, a to i přes souboje samců (Madsen et Shine 1994). I u těchto zmijí je velmi silný tlak na velikost samice, zároveň ale výhodnost velikosti samců rok od roku kolísá (Madsen et Shine 1993).

Důležitým faktorem může být právě neobyčejná velikost mlád'at - samice musí do rozmnožování investovat mnoho energie, byť by měla přivést na svět jediné mládě. U druhů s relativně i absolutně menšími potomky zřejmě natolik silný tlak nepůsobí, možná i proto je velikostní rozdíl mezi samci a samicemi u ostatních „velkých“ příslušníků rodu *Chilabothrus* mnohem méně nápadný (Šimková, nepublikovaná data).

Skutečnou podobu tohoto jedinečného kubánského systému a podmínky, které ho formovaly je však dnes velmi těžké rekonstruovat, protože prostředí na Kubě se za poslední stovky a tisíce let výrazně změnilo, přičemž téměř nebo úplně vymizely i některé druhy, které mohly být pro hroznýšovce potravou nebo predátory (Allen 1918).

### **3.3 Velikost z ontogenetického hlediska - růst**

Nad velikostí se můžeme zamýšlet různými způsoby, například podle Tinbergenových čtyř otázek, kdy u zkoumané struktury sledujeme: její proximální příčiny (přímou příčinu nebo spouštěč), ultimální příčiny (hodnotu pro přežití organismu), evoluci (historický vývoj) a ontogenezi (změny v průběhu života) (Tinbergen 1963).

Proximální příčinou velikosti je růst, jeho prostřednictvím se dějí změny velikosti v ontogenezi. Například na buněčné úrovni lze růst uskutečnit třemi způsoby: zvětšováním buněk, jejich zmnožením anebo kombinací obou předchozích možností. Tento proces se může projevit i na překvapivě jemné škále, jak dokázaly práce Starostové et al (2005) nebo Frýdlové et al (2013) i na ještěrech. Já jsem se zde však zaměřím na růst na úrovni celého organismu.

#### **3.3.1 Faktory ovlivňující růst: potrava a teplota**

Značnou variabilitu ve velikosti těla a parametrech růstu lze najít i v rámci jediného druhu či populace (např. Diller et Wallace 2002, Frynta et al 2010, III), uvnitř věkových kohort a popřípadě i mezi nimi (Madsen et Shine 2000). Tento rozdíl lze často odhalit, pokud srovnáme populace či jedince žijící v různých podmínkách, např. nadmořské výšce či zeměpisné šířce, pevninské a ostrovní populace atp. (Bronikowski et Arnold 1999, Sparkman et al 2009, Madsen et Shine 1993), ale také jedince ze zajetí s těmi z volné přírody (Dmi'el 1967, John-Alder et al 2007) a i z chovu v různém režimu (Bonnet et al 2001, Shuett et al 2005). Variabilita ve velikosti vzniká kombinací genetických vlivů a vlivů prostředí.

Maximální velikost i parametry růstu jsou vrozené a dědičné (Gregory et Prelypchan 1994), ale na druhou stranu jejich aktuální hodnoty jsou zároveň velmi plastické a značně ovlivnitelné prostředím. Genetické vybavení například určuje, v jakých podmínkách zvíře poroste a/nebo se bude množit, kdy ještě přežije, a které už jsou s jeho životem neslučitelné. Může ale nastat i opačný extrém - zvíře se v příliš „příznivých“ podmínkách

přestává množit, protože v přírodě synchronizuje svůj rozmnožovací cyklus se sezónními změnami nebo se nedokáže zařadit do reprodukce kvůli obezitě (Hnízdo, ústní sdělení), v krajním případě opět uhyne (mimo jiné i vlastní zkušenost). Výzkum na gekonech madagaskarských (*Paroedura picta*) prokázal, že alokace zdrojů může mít jistou hierarchii, v případě daného druhu to bylo v pořadí: růst, množení a vytváření tukových zásob (Kubička et Kratochvíl 2009).

Růst je funkcí příjmu a výdeje energie, přičemž je korigován riziky s nimi souvisejícími (Arendt 1997, Birro et al 2006). Výstavba vlastního těla je jen jednou z možností, kam lze alokovat získané zdroje. Optimální vyvážení těchto vstupů a výstupů je klíčovým faktorem pro přežití každého živého organismu. Podmínky pro vyvažování se ale neustále mění, ať už jde o variabilitu ve vnějším prostředí, nebo růst jedince samotného z daného vztahu vyplývající, protože každá velikost klade na svého nositele a okolní podmínky jiné nároky.

Z faktorů prostředí, které nejvíce ovlivňují růst plazů, zde zmíním potravu a teplotu.

Nejen dostupnost dostatečného množství potravy, ale také její velikost často hraje v růstu významnou roli (Madsen et Shine 1993, Shine et al 1998b, Madsen et Shine 2000, Pearson et al 2002). Protože hadi svou potravu neporcují (viz však Jayne et al 2002) je pro ně zcela zásadní délka čelistí, která ve většině případů určuje maximální velikost kořisti, kterou může jedinec spolknout. U některých druhů byla dokonce prokázána fenotypová plasticita v tomto rozměru, kterou spouští právě velikost kořisti – jedincům žeroucím velkou kořist relativně víc vyrostly čelisti (Bonnet et al 2001: zmije gabunská, *Bitis gabonica*; Queral-Regil et King: užovka mokasínová, *Nerodia sipedon*; Aubret et al 2004: pakobra páskovaná, *Notechis scutatus*). Toto pravidlo však neplatí obecně, u hroznýšů mexických (*Boa imperator*) se vliv velikosti kořisti na rozměry hlavy neprokázal (Shuett et al 2005). U užovky *Elaphe quadrivirgata* se uvažuje, že ke zvětšení těla na některých ostrovech došlo právě jako vedlejší efekt při potřebě zvětšit čelisti (Vincent et al 2009), protože z evolučního hlediska se snáze mění celková velikost těla než jeho proporce (Grant 1999).

Pokus o spolknutí příliš velké kořisti může v lepším případě stát jen zbytečně vynaloženou energií (Torres 2014), v horším případě smrt hada (Rodríguez-Robles 2000).

Hadi mají představu o své kořisti vrozenou. Pokus na užovkách proužkovaných (*Thamnophis sirtalis*) ukázal, že tato představa je daná geneticky a potrava matky během březosti na ni nemá vliv (Burghardt 1971). U mnoha druhů hadů možnost učení se potravy v prenatalním období odpadá vůbec, protože např. březí samice hroznýšů odmítají žrát.



Různá ochota přijímat různé druhy kořisti se projevila i u hroznýšů mexických (*Boa imperator*) v našem chovu (III).

Teplota má přímý vliv na rychlost metabolismu, a tedy i na celkovou aktivitu plazů a jejich energetickou spotřebu. Kromě toho při suboptimálních teplotách zvířata i déle nebo méně efektivně tráví (někdy vůbec) nebo zcela odmítají žrát (Wang et al 2002, Toledo et al 2002).

### 3.3.2 Parametry růstu: doba trvání a rychlost

Pro jednoduchost teď budu uvažovat pouze růst na základě zvětšování kostry. Ukončený typ růstu, který se vyskytuje u savců, ptáků, ale i některých plazů (de Buffrénil et al 2008), má jasně vymezenou dobu, kdy jsou jeho kosti schopné růst, poté se růstové zóny uzavřou a další zvětšování již není možné. Většina plazů má růstový potenciál po celý život, přesto se s věkem rychlost jejich růstu zpomaluje. Ve skutečnosti bývají přírůstky po dospění mnohem menší, plazi dospívají průměrně v 71 % své maximální velikosti (Shine et Charnov 1992), a to i značně dlouhověké druhy (II). Při hodnocení růstu zvířat s neukončeným typem růstu má tedy smysl zvlášť uvažovat dobu trvání rychlého juvenilního růstu (II).

Rychlost růstu nemusí korelovat s konečnou velikostí, zvířata dokonce často rostou pomaleji, než by odpovídalo jejich fyziologickým možnostem (Arendt 1997, Biro et al 2006). Zajímavá situace je u užovky *Elaphe quadrivirgata*, která na japonském ostrově Tadanae-jima dosahuje větších rozměrů, než jinde. Klíčovým faktorem je patrně dostupnost velké potravy - ptačí vajíčka a mláďata. Užovky zde sice celkově rostou pomaleji než např. na Honšú (paralela pevninské populace z obdobných studií), zato ale pokračují v růstu i dlouho po dospění. Hlavním mechanismem vzniku gigantismu je zde tedy růst dospělých jedinců a jejich nízká mortalita (Hasegawa et Mori 2008).

Je možné, že příliš rychlý růst je spojený s vysokými náklady nebo nejrozdělnějšími riziky, např. rychle rostoucí plži plážovky *Littorina litorea* měli tenčí ulity, což může být smrtelné při setkání predátorem (Boulding et Hay 1993). Chovatelé pak z praxe znají různé poruchy morfogeneze, často ovšem spojené i s nedostatkem některých živin či minerálních látek. Negativní korelaci mezi rychlostí růstu a přežitím potvrdila např. studie Olssona a Shinea (2002) na scincích *Niveoscincus mircolepidotus*, chovaných v polopřírodních podmínkách a následně vypuštěných do volné přírody. Jedinci, kteří v první části studie rostli rychle, měli později méně zpětných odchytů, s největší pravděpodobností způsobenou právě vyšší mortalitou.

V zásadě jsou ale studie zabývající se vztahem mortality a rychlosti růstu vzácné, vcelku pochopitelně zvláště u dlouhověkých nenápadně žijících druhů.

Předpokládá se, že v podmínkách s limitovanými zdroji se vyplatí růst pomalu, zatímco při vysokém riziku mortality (např. predací) naopak co nejrychleji, zvláště pokud se mortality týká jen určitého úzkého rozmezí velikostí, například krátce po narození (Arendt 1997).

### **3.3.2.1 Rozdíly mezi pohlavími, velikostní pohlavní dimorfismus (SSD)**

Jedním z důležitých faktorů, které mohou výrazně ovlivňovat parametry růstu je pohlaví. Velikostní pohlavní dimorfismus (sexual size dimorphism, SSD) je u plazů poměrně běžný jev, u hadů je častější než jakákoliv jiná forma pohlavního dimorfismu (Shine 1978, Shine 1994).

Proximální příčinou SSD je manipulace s parametry růstu - může vzniknout jako následek rozdílně rychlého růstu, rozdílně dlouhého růstu anebo rozdílné míry mortality, kdy se jedno pohlaví dožívá vyššího věku, a proto dosahuje větších velikostí (Shine 1990). Směr (tj. které pohlaví je větší) je vrozený, míra rozdílu (stupeň SSD) často vyplývá z podmínek prostředí (Madsen et Shine, R. 1993, Pearson et al 2002), přičemž může vést až k obrácenému směru (Diller et Wallace 2002).

V příkladové studii II (a dalších tematicky navázaných pracích: i, ii a iii) jsme se zaměřili na varana mangrovového, *Varanus indicus*, středně velkého varana s jedním z nejvýraznějších SSD, kde jsou na rozdíl od hroznýšovce kubánského větším pohlavím samci. V této publikaci jsme zjišťovali ontogenezi takto výrazného dimorfismu, tedy změna kterého z parametrů růstu se při jeho vzniku uplatňuje.

### **3.3.3 Příkladová studie II: Růst a velikostní pohlavní dimorfismus varana mangrovového (*Varanus indicus*)**

Varan mangrovový (*Varanus indicus* (Daudin, 1802)) se vyskytuje v oblasti od severní Austrálie přes Novou Guineu po Moluky a Melanésii (Ziegler et al. 2007). Patří ke středně velkým varanům s celkovou délkou 1,5 m a neukončeným typem růstu (růstový potenciál ztrácejí někteří z nejmenších druhů varanů (de Buffrénil et al 2008)). U dospělců je známý pohlavní dimorfismus ve velikosti, a to jeden z nejvýraznějších v celém rodu, který potvrdily i výsledky naší studie (I). Samci jsou výrazně větší, tvarově se však od samic prakticky neliší (i).

V rozmezí několika měsíců jsme obdrželi do deponace celkem 35 jedinců ze ZOO Praha, vždy krátce po vylíhnutí. Jednalo se o 4 vrhy od jednoho rodičovského páru. Mláďata byla krmená ad libitum a v pravidelných intervalech měřená a vážená až po dobu víc než 3 roky. Čistě pro účely popisu parametrů růstové křivky hmotnosti jsme zvolili nejjednodušší, logistický růstový model; takto vykreslená křivka dobře odpovídala skutečně zaznamenaným hodnotám (model vysvětlil víc než 95 % variability).

Po vylíhnutí se žádný rozdíl mezi samci a samicemi neprojevoval, což lze interpretovat tak, že samice investují do obou pohlaví stejně. Varani rostli velmi rychle, a to opět bez rozdílu mezi pohlavími. Rychlý růst pro trval u samic až do stáří 1,5 roku, kdy jejich přírůstky začaly klesat, samci však pokračovali v rychlém růstu ještě dalšího více než půl roku.

Vzhledem k dlouhověkosti (nejstarší samec ze ZOO Praha dosáhl věku přes 24 let) je doba, za kterou tento varan plně doroste a dospěje, překvapivě krátká.

Z logistického modelu růstu vyšla asymptotická hmotnost pro samice víc než 2,5 krát menší než pro samce (1,6 kg a 386 mm délka těla vs. 4,6 kg a 507 mm). Ve skutečnosti mohou být staří samci ještě větší, už zmiňovaný jedinec ze ZOO Praha dosáhl délky těla 710 mm (Frýdlová et al, přijaté k publikování).

Celkem jsme tedy prokázali, že samci a samice rostou stejnou rychlostí a výrazný SSD vzniká prodloužením doby rychlého juvenilního růstu u samců. Tento jev není mezi plazy vzácný a často bývá spojen se sexuálním bimaturationem (např. Burns et Heatwole 2000). Zatímco samice poměrně záhy začnou alokovat energii získanou z potravy do vajíček, samci ještě několik dalších měsíců intenzivně investují do růstu, protože velká tělesná velikost jim dává výhodu v soubojích. Z podobného důvodu mají samci relativně větší rozměr „paží“ (resp. lineární vzdálenost distálních částí humerů obsahující i šířku hrudníku, viz rozměr CFW na obr. 1 v příložené práci i).

Ve spolupráci s veterinární klinikou Animal clinic jsme podrobně analyzovali kondici a zdravotní stav sledovaných zvířat. Výsledky klinických biochemických vyšetření krve nepřímo prokázaly, že produkovat vajíčka je pro samice mnohem nákladnější než vytvářet odpovídající množství tělesné tkáně (růst). Můžeme se tedy domnívat, že při stejném výkonu metabolismu je alokace zdrojů do vajíček místo do další výstavby tělních tkání příčinou výrazného zpomalení růstu po dospění, a to i při dostatku potravy (iii).

### **3.4 Velikost a chování**

#### **3.4.1 Velikost a personalita zvířat**

Individuální variabilita je velmi zajímavé téma, a to v každé oblasti biologie zvířat od morfologie po chování. Speciálním případem individuální variability v chování je personalita. Personalitou se (nejčastěji) rozumí individuální rozdíly v chování, které jsou pro daného jedince konzistentní v čase a v různých kontextech (Gosling 2001, Sih et al. 2004, Réale et al 2007, Réale et Dingemanse 2012).

Konzistenci v čase lze ověřit pomocí různých metod, jednou z možností je spočítání opakovatelnosti (repeatability), jako koeficientu vnitřní korelace (intraclass correlation coefficient) (shrnuto v Lessells & Boag 1987). Opakovatelnost porovnává variabilitu jedince v rámci variability celé skupiny, měří tedy relativní rozdíly i při absolutních změnách. Stabilita chování v čase nutně neznamena, že se jedinec ve stejné situaci chová vždy přesně shodně, ale předpokládá, že se mění konzistentně a variabilita jeho reakcí je menší než variabilita mezi jedinci (Stamps et Groothuis 2010). Průměrná opakovatelnost chování je 0,37, kolísala však podle typu chování a intervalu mezi opakováními (pro přehled viz Bell et al. 2009, Žampachová 2013). Míru konzistence v čase ovlivňují jednak vnitřní faktory zvířete (momentální vyladění, zdravotní stav), jednak variabilita prostředí (Dingemanse et al 2009, Stamps 2015), konzistence se může lišit i mezi personalitními typy (Carere et al 2005).

Testování konzistence v různých kontextech předpokládá větší množství testů, ve kterých se může projevit stejné chování, což však může být problematické, protože stejný projev nemusí vždy mít stejný význam a/nebo stejné pozadí. Například aktivita v domácím prostředí se může výrazně lišit od aktivity v prostředí, kde se zvíře ocitlo poprvé (III).

Konzistence v čase i v různých kontextech (behaviorální syndrom, generalizace kontextů) se mohou vyskytovat nezávisle na sobě bez toho, aby dohromady splňovaly kritéria personality (Bell et al 2009, III).

Výsledky výzkumu personality zvířat mohou být využitelné i z praktického hlediska, poskytují jistá vodítka k chování zvířat a zacházení s nimi. Je známé, že behaviorální typy reagují odlišně na stres (Biro et Stamps 2010, Carere et van Oers 2004), a tedy například i na podmínky odchytu a chovu v zajetí (Watters et al 2012), ale také v přírodě na rušení způsobené lidskou činností (Naguib et al 2013). Skutečnosti, že personalita zvířat je vrozená a do značné míry stabilní, využívají i chovná zařízení např. pro pracovní plemena

psů (policejní, vodící...), u nichž je žádoucí cvičit jen štěňata s dobrým potenciálem do budoucna (Svobodová et al 2008).

Předpokládá se, že za konzistentními rozdíly v chování stojí podobně konzistentní rozdíly v metabolismu jedinců, přestože přesná povaha tohoto vztahu ještě není zcela vyjasněná (Careau et al 2008, Biro et Stamps 2010, Šíchová et al 2014). Propojení metabolismu a personality napovídá i skutečnost, že se jako dobré koreláty ukázaly i charakteristiky, které běžně patří do metabolických studií – dech a tep (Carere et van Oers 2004, Krams et al 2014).

Personalita jednotlivých zvířat může stát i v pozadí rozdílné rychlosti růstu a míry mortality, zmiňované výše v práci. Rychle rostoucí jedinci mohou patřit k personalitnímu typu, který má sklon víc riskovat nebo je citlivější na zhoršení podmínek (Mangel et Stamps 2001, Biro et al 2006, Stamps 2007, Biro et Stamps 2010). Vzhledem k hypotéze, že na pozadí rozdílů v chování stojí metabolismus stejně jako u růstu, zdá se propojení personality a velikosti těla zcela přirozené.

Studii, zabývajících se konzistentními rozdíly v chování, za poslední desetiletí přibývá značnou rychlostí (Gosling et John 1999, Gosling 2001, Sih et al 2015), hadi jsou však v tomto ohledu opomíjenou skupinou (viz však Herzog et Burghardt 1988). Pravděpodobně se jedná o následek jejich často pasivního a nenápadného způsobu života (Shine et Bonnet 2000).

Hadi však mohou ve výzkumu personality posloužit jako zajímavý modelový organismus, protože jejich chování je celkově méně komplexní, například kromě dospělců mimo dobu rozmnožování prakticky postrádají sociální a často i agresivní chování (i to je ale vzácné, viz Shine 1978), jedinci se jednoduše ignorují (viz však Scott et al 2013). Díky velkému velikostnímu rozpětí a značné dlouhověkosti jsou také ideálním modelem pro vývin personality v ontogenezi, protože na nich lze provést větší množství testů v jednom období života (např. juvenilním), a to v dostatečně velkých intervalech, aby nedocházelo k nechtěné vzájemné interakci.

V příkladové studii III. jsme se zaměřili na hroznýše mexického (*Boa imperator*). Chtěli jsme zjistit, jestli lze u těchto pasivních hadů najít konzistenci chování v čase nebo v různých situacích při dlouhodobém sledování, a zda je možné u nich prokázat existenci personality, popřípadě její vývoj v ontogenezi. Zároveň jsme chtěli ověřit možnost využití standardně používaných testů a zaznamenávaných chování na zvíře s tak odlišným způsobem života od jiných v tomto směru dosud studovaných obratlovců.

### 3.4.1.1 Příkladová studie III: Velikost, konzistence chování, personalita a její vývin u hroznýše mexického (*Boa imperator*) (manuskript)

Hroznýš mexický (*Boa imperator* Daudin, 1803) je velký hroznýš (2 – 3 m) ze Střední Ameriky a přilehlých oblastí Severní a Jižní Ameriky a okolních ostrovů, dříve byl hodnocen jako nejsevernější poddruh hroznýše královského (*Boa constrictor*) (Walls 1998). Ačkoliv velikostí přibližně odpovídá hroznýšovci kubánskému, rodí větší množství středně velkých mláďat (Vergner 1985). Vrhly (N = 6) od několika samic v našem chovu obsahovaly nejčastěji okolo 15 - 20 živých mláďat.

Velikost a chování jsme sledovali u skupiny 30 mláďat, patřících ke 2 – 3 synchronním vrhům v jednom teráriu se 2 samci a 3 samicemi (sestrami). Vzhledem k stejnému původu dospělců a s přihlédnutím k možnosti vícenásobné paternity (Uller et Olsson 2008), pokládali jsme daný soubor zvířat za homogenní skupinu, což potvrdily i následné analýzy.

Studie trvala od narození hadů do jejich 4 let, což je věk, když už přinejmenším část z nich byla dospělá. Za tu dobu vyrostli z počátečních 47 g (41,10 – 51,10 g) na 691 g (400,98 – 1131,00 g). Během této doby jsme sledovali chování, a to jak při běžném provozu (vážení, lov předložené kořisti), tak ve zvláštních testech, zaměřených na reaktivitu, exploraci nebo agonistické chování. Kromě toho jsme sledovali parametry potravního chování, které bývá v personalitních studiích přehlížené, pro hady však vzhledem k jejich potravní ekologii (velká živá kořist) má klíčový význam. Změřili jsme i reakci na stres pomocí tepové a dechové frekvence, dvou velmi často používaných fyziologických korelátů personality Carere et van Oers 2004, Krams et al 2014).

Mláďata od narození výrazně vyrostla (více než desetinásobný nárůst hmotnosti) a vyvíjely se i jejich reakce. Přesto, i přes individuální variabilitu vykazovali hadi konzistentní chování. Dobře opakovatelné v čase byly potravní charakteristiky (latence útoku na známou i novou kořist, následné sežrání). Fyziologická odpověď na stres byla opakovatelná, ale v rámci jedinců nekonzistentní.

Konzistence v různých kontextech se projevila dvěma behaviorálními profily. „Potravní profil“ kombinoval rychlost lovu („odvahu“ ve vztahu ke známé a nové kořisti) a míru žraní (rychlí lovci častěji odmítali žrát). „Agonistický profil“ pak zahrnoval agonistické chování a fyziologickou odpověď na stres. Tento profil byl významný u mláďat, během dospívání se postupně vytratil nebo změnil a znovu se objevil u subadultů. „Potravní profil“ naopak přetrvával po celou dobu studie, čímž splnil kritéria personality.

Jako vhodné pro testování personality u hroznýšů se ukázaly všechny testy a chování související s potravním chováním, poněkud problematické bylo chování agonistické, měřené jako agrese vůči člověku, protože hadi byli svou povahou celkově velmi mírní. I tak ale bylo možné vysledovat více a méně konzistentně agresivní jedince. V obou případech poskytoval lepší výsledky index vytvořený za delší dobu pozorování s větším počtem opakování. Některá chování v některých testech změnila svůj význam během ontogeneze – např. mrskání jazykem v testu reaktivity (metodika upravená dle Arnold et Bennet 1984, Landová et al. 2013), koreloval u nejmenších mláďat s pohybem záporně (vyhodnocování situace vs. útěk), u starších zvířat naopak kladně (explorace prostředí vs. nezájem).

Přestože se často uvažuje (a méně ověřuje, viz však např. studie Biro et al 2014 na racích) o souvislosti personality a tělesné velikosti či rychlosti růstu (Mangel et Stamps 2001, Biro et al 2006, Stamps 2007, Biro et Stamps 2008, Biro et Stamps 2010), v naší práci se vliv velikosti projevil pouze okrajově, a to v exploračním testu, kde velikost záporně korelovala s rychlostí pohybu. Podobně se vliv tělesné velikosti na konzistenci chování neprojevil u jiného solitérního sit-and-wait predátora – štiky (Nyqvist et al 2012).

### **3.4.2 Vliv tělesné velikosti na náš vztah ke zvířatům**

Velikost může mít ve vztahu k chování různé podoby, například lze studovat, zda tělesné rozměry zvířat hrají nějakou roli v tom, jak se k nim lidé vztahují a jak je hodnotí z estetického hlediska. Vnímání zvířat hraje klíčovou úlohu v našem vztahu nejen k nim, ale k celému přírodnímu prostředí, proto výsledky podobných studií nabývají stále většího významu tak „jak postupuje degradace biotopů po celé Zemi.

Stejně tak zoologické zahrady, farmy a další zařízení k chovu divokých zvířat, národní parky a rezervace přestávají hrát roli pouhých lovných obor, zvěřinců či kabinetů kuriozit, ale stávají se nástroji ochrany přírody a mnohdy jedinou nadějí na přežití nejohroženějších druhů (Conde et al 2011). Ačkoliv tato zařízení obvykle nejsou plánovaná jako primárně výdělečná, nemohou fungovat bez podpory mecenášů, měst či vlád jednotlivých států. I v institucích ale o přidělení peněžních prostředků rozhodují lidé. Není důvod nedomnívat se, že preference různých druhů zvířat nehrají při distribuci zdrojů svou roli.

Především v euroamerické kultuře se klade důraz na individualitu, studie zabývající se estetickým vnímáním zvířat však potvrzují značnou shodu jak ve vnímání zvířat, tak

v jejich hodnocení, a to i mezi příslušníky různých národností a kultur (Marešová et al 2009ab, Landová et al 2012, IV).

V příkladové studii IV. jsme analyzovali vliv různých vlastností savců na míru jejich zastoupení v zoologických zahradách po celém světě.

### **3.4.3 Příkladová studie IV: Vliv různých faktorů na množství a skladbu savců v lidské péči**

Tato publikace je součástí širšího komplexu studií, jejichž cílem je zmapovat emoce, které lidé zaujímají vůči různým skupinám a druhům zvířat (iv, v, Frynta et al 2010c, Lišková et Frynta 2013, Marešová et al 2009ab).

Ke zjištění vnímané krásy jsme použili metodu dle Marešové a Frynty (2008). Každému respondentovi byla předložená jedna z celkem 4 sad stimulů, načež byl požádán, aby je seřadil podle krásy. Jako stimuly posloužily ilustrace (3 sady) nebo fotografie (1 sada) náhodně vybraných zástupců všech čeledí (popř. podřádů) savců (N = 123). Hodnocení jednotlivých respondentů si dobře odpovídala, podobně jako v jiných studiích tohoto typu (Frynta et al 2010b, Frynta et al 2010c, Lišková et Frynta 2013, Marešová et al 2009ab), procento vzájemné shody bylo však mírně nižší než v případě jiných testovaných skupin obratlovců. Vysvětlením by mohl být osobnější vztah, který lidé chovají ke skupině, která je nám fylogeneticky i lidsky nejbližší.

Spojením hodnocení jednotlivých respondentů a výsledků ze všech čtyř sad jsme získali míru krásy pro testované čeledi. Tuto krásu jsme potom použili spolu s velikostí těla (naznačuje finanční náročnost chovu), velikostí mozku (měla by odrážet komplexitu chování, např. hru) a druhovou bohatostí (poskytuje měřítko jedinečnosti jednotlivých zástupců) jako vysvětlující proměnnou ke čtyřem variantám vyjádření míry „chovanosti“: a. podíl druhů chovaných v zoologických zahradách, b. množství chovaných jedinců, c. počtu ZOO, které je chovají, a d. průměrná početnost skupiny u druhu v jedné ZOO.

Velikost těla měla jako jediný ze zkoumaných faktorů signifikantní vliv na „chovanost“ ve všech způsobech jejího vyjádření. Velikost s ní korelovala ve třech případech kladně, na počtu jedinců stejného druhu v jedné ZOO se však projevila záporně. Z ekonomického hlediska by se dalo čekat, že velké druhy budou celkově chované méně nebo přinejmenším stejně pravděpodobně jako druhy malé, protože jejich držení je nákladné, ať už z hlediska prostoru, množství krmení nebo bezpečnostních opatření, bývají i vzácnější a přísněji chráněné. Náročnost chovu se celkově projevila jen u opravdu největších zvířat (ne každá ZOO si může dovolit chovat stádo slonů).



Mezi nejlépe hodnocené a nejvíce chované savce patřili zástupci šelem, kopytníků a primátů.

Tělesná velikost hraje klíčovou roli v aktuální míře ohrožení vyhoubením a i v záchranných programech.. Velká zvířata byla v minulosti (někdy stále jsou) více lovená, jak v přírodě tak i v lidské péči potřebují více prostoru a potravy. Jsou to tedy právě ona, kdo je zmenšováním rozsahu nedotčených (nebo alespoň intenzivně nevyužívaných) prostředí zasažen nejvíce. Zároveň mají celkově nižší početnosti populací a navíc často patří ke K-stratégům, takže se z každého poklesu početnosti hůř vzpamatovávají. Tento fakt je klíčový i pro chov v zajetí. Nízké počty jedinců stejného druhu u velkých zvířat mohou být, kromě nákladnosti chovu, způsobeny i pomalým množením.

Skutečnost, že velká zvířata jsou chovaná nesrovnatelně častěji než druhy malé (iv), svědčí o významu, který my, lidé, velikosti přisuzujeme. Teoreticky by bylo možné náš velikostně závislý vztah ke zvířatům vysvětlit mírou stimulace senzorického aparátu (především zrak) – dle příkladu, že velké zvíře zabírá větší část našeho zrakového pole a dráždí tak více zrakových buněk. Tento „fyzikální“ rozdíl však mizí, pokud se na velké zvíře díváme z dálky a na malé zblízka. Přesto malá a velká zvířata nevnímáme stejně. Náš mozek vzdálenost odfiltruje a větším zvířatům, bez ohledu na cokoli, přisuzujeme větší význam, takže jim věnujeme více pozornosti. Preference velkých a krásných zvířat se pak projevuje i v kolekcích zvířat chovaných ve světových ZOO.

## 4 Závěr

V předložené disertační práci jsem na několika příkladových studiích prozkoumala různé jevy, jejichž více či méně zjevným pojitkem je zkoumání úlohy velikosti těla. Počínaje aspekty souvisejícími s porodní velikostí mláďat, přes změny velikosti a chování během ontogeneze od narození/vylíhnutí po dospění, až po naše vlastní vnímání a hodnocení krásy zvířat, které má vliv na jejich ochranu.

- Zjistili jsme, že vychýlený sekundární poměr pohlaví u hroznýšovce kubánského (*Chilabothrus angulifer*) souvisí s velikostí samice, malé samice měly tendenci rodit syny, zatímco u velkých se spíše objevovaly dcery. Mláďata hroznýšovců se rodí nápadně velká, ale pohlaví se od sebe neliší, takže o výši mateřské investice nejde. Možné vysvětlení je, že se malé samice snaží snížit pravděpodobnost kompetice se svými relativně velkými mláďaty.
- V případě varana mangrovového (*Varanus indicus*) jsme prokázali, že obě pohlaví se rodí stejně velká a do určitého bodu i stejně rychle rostou. Přibližně ve věku 1,5 roku se růst zpomalí, přičemž u samic se tak stane dříve než u samců, čímž vzniká výrazný pohlavní dimorfismus ve velikosti. Rozdíl tedy vzniká rozdílným načasováním a nikoliv odlišnou maximální rychlostí růstu.
- Chování hroznýše mexického (*Boa imperator*) se mění s velikostí v průběhu ontogeneze, v jednoduchých testech je však opakovatelné a splňuje kritéria pro personalitu. Přestože se předpokládá korelace tělesné velikosti s personalitou, v naší studii se tento vliv projevil jen okrajově.
- Velikost nám vyšla jako jeden z nejdůležitějších faktorů, které ovlivňují jak naše vnímání zvířat, tak míru zastoupení daného druhu v zoologických zahradách. Velká zvířata jsou spíše hodnocena jako krásná a jsou častěji chována v zajetí. Velikost korelovala negativně pouze s počtem jedinců stejného druhu v jedné ZOO.

## 5 Použitá literatura

- Allen, G. M. (1918). *Fossil mammals from Cuba*. Bulletin of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College 52(4).
- Arendt, J. D. (1997). Adaptive intrinsic growth rates: an integration across taxa. *Quarterly Review of Biology*, 149-177.
- Arnold, S. J., & Bennett, A. F. (1984). Behavioural variation in natural populations. III: Antipredator displays in the garter snake *Thamnophis radix*. *Animal Behaviour*, 32(4), 1108-1118.
- Aubret, F., Shine, R., & Bonnet, X. (2004). Evolutionary biology: adaptive developmental plasticity in snakes. *Nature*, 431(7006), 261-262.
- Bell, A. M., Hankison, S. J., & Laskowski, K. L. (2009). The repeatability of behaviour: a meta-analysis. *Animal Behaviour*, 77(4), 771-783.
- Bertona, M., & Chiaraviglio, M. (2003). Reproductive biology, mating aggregations, and sexual dimorphism of the Argentine Boa Constrictor (*Boa constrictor occidentalis*). *Journal of Herpetology*, 37(3), 510-516.
- Biro, P. A., & Stamps, J. A. (2008). Are animal personality traits linked to life-history productivity?. *Trends in Ecology & Evolution*, 23(7), 361-368.
- Biro, P. A., & Stamps, J. A. (2010). Do consistent individual differences in metabolic rate promote consistent individual differences in behavior?. *Trends in Ecology & Evolution*, 25(11), 653-659.
- Biro, P. A., Abrahams, M. V., Post, J. R., & Parkinson, E. A. (2006). Behavioural trade-offs between growth and mortality explain evolution of submaximal growth rates. *Journal of Animal Ecology*, 75(5), 1165-1171.
- Biro, P. A., Adriaenssens, B., & Sampson, P. (2014). Individual and sex-specific differences in intrinsic growth rate covary with consistent individual differences in behaviour. *Journal of Animal Ecology*, 83(5), 1186-1195.
- Blouin-Demers, G., Weatherhead, P. J., & McCracken, H. A. (2003). A test of the thermal coadaptation hypothesis with black rat snakes (*Elaphe obsoleta*) and northern water snakes (*Nerodia sipedon*). *Journal of Thermal Biology*, 28(4), 331-340.

- Bonnet, X., Shine, R., Naulleau, G., & Thiburce, C. (2001). Plastic vipers: influence of food intake on the size and shape of Gaboon vipers (*Bitis gabonica*). *Journal of Zoology*, 255(3), 341-351.
- Boulding, E. G., & Hay, T. K. (1993). Quantitative genetics of shell form of an intertidal snail: constraints on short-term response to selection. *Evolution*, 576-592.
- Bronikowski, A. M., & Arnold, S. J. (1999). The evolutionary ecology of life history variation in the garter snake *Thamnophis elegans*. *Ecology*, 80(7), 2314-2325.
- 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(5), 533-543.
- Burghardt, G. M. (1971). Chemical-cue preferences of newborn snakes: influence of prenatal maternal experience. *Science*, 171(3974), 921-923.
- Burns, G., & Heatwole, H. (2000). Growth, sexual dimorphism, and population biology of the olive sea snake, *Aipysurus laevis*, on the Great Barrier Reef of Australia. *Amphibia-Reptilia*, 21(3), 289-300.
- Careau, V., Thomas, D., Humphries, M. M., & Réale, D. (2008). Energy metabolism and animal personality. *Oikos*, 117(5), 641-653.
- Carere, C., & van Oers, K. (2004). Shy and bold great tits (*Parus major*): body temperature and breath rate in response to handling stress. *Physiology & behavior*, 82(5), 905-912.
- Carere, C., Drent, P. J., Privitera, L., Koolhaas, J. M., & Groothuis, T. G. (2005). Personalities in great tits, *Parus major*: stability and consistency. *Animal Behaviour*, 70(4), 795-805.
- Clark, A. B. (1978). Sex ratio and local resource competition in a prosimian primate. *Science*, 201(4351), 163-165.
- Clark, R. W., Dorr, S. W., Whitford, M. D., Freymiller, G. A., & Putman, B. J. (2016). Activity cycles and foraging behaviors of free-ranging sidewinder rattlesnakes (*Crotalus cerastes*): the ontogeny of hunting in a precocial vertebrate. *Zoology*, 119(3), 196-206.
- Conde, D. A., Flesness, N., Colchero, F., Jones, O. R., & Scheuerlein, A. (2011). An emerging role of zoos to conserve biodiversity. *Science*, 331(6023), 1390-1391.

- Diller, L. V., & Wallace, R. L. (2002). Growth, reproduction, and survival in a population of *Crotalus viridis oregonus* in north central Idaho. *Herpetological Monographs*, 16(1), 26-45.
- Dingemanse, N. J., Kazem, A. J., Réale, D., & Wright, J. (2010). Behavioural reaction norms: animal personality meets individual plasticity. *Trends in Ecology & Evolution*, 25(2), 81-89.
- Dmi'el, R. (1967). Studies on reproduction, growth, and feeding in the snake *Spalerosophis cliffordi* (Colubridae). *Copeia*, 332-346.
- Forsman, A. (1993). Survival in relation to body size and growth rate in the adder, *Vipera berus*. *Journal of Animal Ecology*, 647-655.
- Frýdlová, P., & Frynta, D. (2010). A test of Rensch's rule in varanid lizards. *Biological Journal of the Linnean Society*, 100(2), 293-306.
- Frýdlová, P., Hnízdo J., Chylíková L., Šimková O., Cikánová V., Velenský P. & Frynta D. (2013) Morphological characteristics of blood cells in monitor lizards: Is erythrocyte size linked to actual body size?. *Integrative zoology*, 8(s1), 39-45.
- Frýdlová, P., Hnízdo, J., Velenský, P., Šimková, O., Cikánová, V., Chylíková, L., & Frynta, D. (2013). Easy life of males? Indirect evidence that growth is easier than egg production in mangrove-dwelling monitor lizards (*Varanus indicus*). *Acta Herpetologica*, 8(2), 105-113.
- Frýdlová, P., Nutilová, V., Dudák, J., Žemlička, J., Němec, P., Velenský P., Jirásek, T., Frynta, D. Patterns of growth in monitor lizards (Varanidae) as revealed by computed tomography of femoral growth plates. Přijaté k tisku.
- Frynta, D., Frýdlová, P., Hnízdo, J., Šimková, O., Cikánová, V., & Velenský, P. (2010)a. Ontogeny of sexual size dimorphism in monitor lizards: males grow for a longer period, but not at a faster rate. *Zoological science*, 27(12), 917-923.
- Frynta, D., Lišková, S., Bültmann, S., & Burda, H. (2010)b. Being attractive brings advantages: the case of parrot species in captivity. *PloS one*, 5(9), e12568.
- Frynta, D., Marešová, J., Landová, E., Lišková, S., Šimková, O., Tichá, I., & Fuchs, R. (2010)c. *Are Animals in Zoos Rather Conspicuous Than Endangered?*. Nova Science Publ..

- Frynta, D., Vejvodová, T., & Šimková, O. (2016). Sex allocation and secondary sex ratio in Cuban boa (*Chilabothrus angulifer*): mother's body size affects the ratio between sons and daughters. *The Science of Nature*, 103(5-6), 1-10.
- Gillette, D. D. (1991). *Seismosaurus halli*, gen. et sp. nov., a new sauropod dinosaur from the Morrison Formation (Upper Jurassic/Lower Cretaceous) of New Mexico, USA. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 11(4), 417-433.
- Glazier, D. S. (2005). Beyond the '3/4-power law': variation in the intra- and interspecific scaling of metabolic rate in animals. *Biological Reviews*, 80(4), 611-662.
- Glocker, M. L., Langleben, D. D., Ruparel, K., Loughhead, J. W., Gur, R. C., & Sachser, N. (2009). Baby schema in infant faces induces cuteness perception and motivation for caretaking in adults. *Ethology*, 115(3), 257-263.
- Gosling, S. D. (2001). From mice to men: what can we learn about personality from animal research?. *Psychological bulletin*, 127(1), 45.
- Gosling, S. D., & John, O. P. (1999). Personality dimensions in nonhuman animals a cross-species review. *Current directions in psychological science*, 8(3), 69-75.
- Grant, P. R. (1999). *Ecology and evolution of Darwin's finches*. Princeton University Press.
- Gregory, P. T., & Prelypchan, C. J. (1994). Analysis of variance of first-year growth in captive garter snakes (*Thamnophis elegans*) by family and sex. *Journal of Zoology*, 232(2), 313-322.
- Hanlon, R. W. (1964). Reproductive activity of the Bahaman boa (*Epicrates striatus*). *Herpetologica*, 143-144.
- Hasegawa, M., & Mori, A. (2008). Does a gigantic insular snake grow faster or live longer to be gigantic? Evidence from a long-term field study. *South American Journal of Herpetology*, 3(2), 145-154.
- Herzog Jr, H. A., & Burghardt, G. M. (1988). Development of antipredator responses in snakes: III. Long-term stability of litter and individual differences. *Ethology*, 77, 250-258.
- Jayne, B. C., & Bennett, A. F. (1990). Selection on locomotor performance capacity in a natural population of garter snakes. *Evolution*, 1204-1229.

- Jayne, B. C., Voris, H. K., & Ng, P. K. (2002). Herpetology: Snake circumvents constraints on prey size. *Nature*, 418(6894), 143-143.
- John-Alder, H. B., Cox, R. M., & Taylor, E. N. (2007). Proximate developmental mediators of sexual dimorphism in size: case studies from squamate reptiles. *Integrative and Comparative Biology*, 47(2), 258-271.
- Keogh, J. S., Scott, I. A., & Hayes, C. (2005). Rapid and repeated origin of insular gigantism and dwarfism in Australian tiger snakes. *Evolution*, 59(1), 226-233.
- Koenig, S. E., Wunderle J. m., J. R., & Enkerlin-Hoeflich, E. C. (2007). Vines and canopy contact: a route for snake predation on parrot nests. *Bird Conservation International*, 17(01), 79-91.
- Krams, I. A., Vrublevska, J., Sepp, T., Abolins-Abols, M., Rantala, M. J., Mierauskas, P., & Krama, T. (2014). Sex-Specific Associations Between Nest Defence, Exploration and Breathing Rate in Breeding Pied Flycatchers. *Ethology*, 120(5), 492-501.
- Kratochvíl, L., & Flegr, J. (2009). Differences in the 2nd to 4th digit length ratio in humans reflect shifts along the common allometric line. *Biology letters*, rsbl20090346.
- Kruger, D. J. (2015). Non-Mammalian Infants Requiring Parental Care Elicit Greater Human Caregiving Reactions Than Superprecocial Infants Do. *Ethology*, 121(8), 769-774.
- 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.
- Landová, E., Jančúchová-Lásková, J., Musilová, V., Kadochová, Š., & Frynta, D. (2013). Ontogenetic switch between alternative antipredatory strategies in the leopard gecko (*Eublepharis macularius*): defensive threat versus escape. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 67(7), 1113-1122.
- Landová, E., Marešová, J., Šimková, O., Cikánová, V., & Frynta, D. (2012). Human responses to live snakes and their photographs: evaluation of beauty and fear of the king snakes. *Journal of environmental psychology*, 32(1), 69-77.

- Lessells, C. M., & Boag, P. T. (1987). Unrepeatable repeatabilities: a common mistake. *The Auk*, 116-121.
- Lišková, S., & Frynta, D. (2013). What determines bird beauty in human eyes?. *Anthrozoös*, 26(1), 27-41.
- Lorenz, K. (1943). Die angeborenen formen möglicher erfahrung. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 5(2), 235-409.
- Madsen, T., & Shine, R. (1993). Phenotypic plasticity in body sizes and sexual size dimorphism in European grass snakes. *Evolution*, 47(1), 321-325.
- Madsen, T., & Shine, R. (1994). Costs of reproduction influence the evolution of sexual size dimorphism in snakes. *Evolution*, 48(4), 1389-1397.
- Madsen, T., & Shine, R. (2000). Silver spoons and snake body sizes: prey availability early in life influences long-term growth rates of free-ranging pythons. *Journal of Animal Ecology*, 69(6), 952-958.
- Mangel, M., & Stamps, J. (2001). Trade-offs between growth and mortality and the maintenance of individual variation in growth. *Evolutionary Ecology Research*, 3(5).
- Marešová, J., & Frynta, D. (2008). Noah's Ark is full of common species attractive to humans: The case of boid snakes in zoos. *Ecological Economics*, 64(3), 554-558.
- Marešová, J., Krása, A., & Frynta, D. (2009)a. We all Appreciate the Same Animals: Gross-Cultural Comparison of Human Aesthetic Preferences for Snake Species in Papua New Guinea and Europe. *Ethology*, 115(4), 297-300.
- Marešová, J., Landová, E., & Frynta, D. (2009)b. What makes some species of milk snakes more attractive to humans than others?. *Theory in Biosciences*, 128(4), 227-235.
- Mazzetta, G. V., Christiansen, P., & Fariña, R. A. (2004). Giants and bizarres: body size of some southern South American Cretaceous dinosaurs. *Historical Biology*, 16(2-4), 71-83.
- Mehta, R. S. (2009). Early experience shapes the development of behavioral repertoires of hatchling snakes. *Journal of ethology*, 27(1), 143-151.
- Murphy, J. C., Henderson, R. W., & Henderson, R. W. (1997). *Tales of giant snakes: a historical natural history of anacondas and pythons*. Florida: Krieger Publishing Company.



- Naguib, M., van Oers, K., Braakhuis, A., Griffioen, M., de Goede, P., & Waas, J. R. (2013). Noise annoys: effects of noise on breeding great tits depend on personality but not on noise characteristics. *Animal Behaviour*, *85*(5), 949-956.
- Naulleau, G., & Bonnet, X. (1996). Body condition threshold for breeding in a viviparous snake. *Oecologia*, *107*(3), 301-306.
- Nyqvist, M. J., Gozlan, R. E., Cucherousset, J., & Britton, J. R. (2012). Behavioural syndrome in a solitary predator is independent of body size and growth rate. *PloS one*, *7*(2), e31619.
- Olsson, M., & Shine, R. (2002). Growth to death in lizards. *Evolution*, *56*(9), 1867-1870.
- Pearson, D., Shine, R., & How, R. (2002). Sex-specific niche partitioning and sexual size dimorphism in Australian pythons (*Morelia spilota imbricata*). *Biological Journal of the Linnean Society*, *77*(1), 113-125.
- Pearson, D., Shine, R., & Williams, A. (2003). Thermal biology of large snakes in cool climates: a radio-telemetric study of carpet pythons (*Morelia spilota imbricata*) in south-western Australia. *Journal of Thermal Biology*, *28*(2), 117-131.
- Pike, D. A., Pizzatto, L., Pike, B. A., & Shine, R. (2008). Estimating survival rates of uncatchable animals: the myth of high juvenile mortality in reptiles. *Ecology*, *89*(3), 607-611.
- Queral-Regil, A., & King, R. B. (1998). Evidence for phenotypic plasticity in snake body size and relative head dimensions in response to amount and size of prey. *Copeia*, 423-429.
- Reagan, D. P. (1984). Ecology of the Puerto Rican boa (*Epicrates inornatus*) in the Luquillo mountains of Puerto Rico. *Carib. J. Sci*, *20*(3-4), 119-127.
- Réale, D., & Dingemanse, N. J. (2012). *Animal personality*. *eLS*.
- Réale, D., Reader, S. M., Sol, D., McDougall, P. T., & Dingemanse, N. J. (2007). Integrating animal temperament within ecology and evolution. *Biological reviews*, *82*(2), 291-318.
- Reptile database, [www.reptile-database.org](http://www.reptile-database.org), staženo ke dni 10. 8. 2016.

- Reynolds, R. G., Collar, D. C., Pasachnik, S. A., Niemiller, M. L., Punte-Rolón, A. R., & Revell, L. J. (2016). Ecological specialization and morphological diversification in Greater Antillean boas. *Evolution*.
- Rodríguez-Robles, J. A. (2002). Feeding ecology of North American gopher snakes (*Pituophis catenifer*, Colubridae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 77(2), 165-183.
- Schmidt-Nielsen, K. (1984). *Scaling: why is animal size so important?*. Cambridge University Press.
- Schuett, G. W., Hardy, D. L., Earley, R. L., & Greene, H. W. (2005). Does prey size induce head skeleton phenotypic plasticity during early ontogeny in the snake *Boa constrictor*?. *Journal of Zoology*, 267(04), 363-369.
- Schwartz, A., & Henderson, R. W. (1991). *Amphibians and reptiles of the West Indies: descriptions, distributions, and natural history*. University Press of Florida.
- Scott, M. L., Whiting, M. J., Webb, J. K., & Shine, R. (2013). Chemosensory discrimination of social cues mediates space use in snakes, *Cryptophis nigrescens* (Elapidae). *Animal Behaviour*, 85(6), 1493-1500.
- Sheplan, B. R., & Schwartz, A. (1974). *Hispaniolan boas of the genus Epicrates (Serpentes, Boidae) and their Antillean relationships*. Carnegie Museum of Natural History.
- Shine, R. (1978). Sexual size dimorphism and male combat in snakes. *Oecologia*, 33(3), 269-277.
- Shine, R. (1990). Proximate determinants of sexual differences in adult body size. *The American Naturalist*, 135(2), 278-283.
- Shine, R. (1994). Sexual size dimorphism in snakes revisited. *Copeia*, 326-346.
- Shine, R., & Bonnet, X. (2000). Snakes: a new 'model organism' in ecological research?. *Trends in Ecology & Evolution*, 15(6), 221-222.
- Shine, R., & Charnov, E. L. (1992). Patterns of survival, growth, and maturation in snakes and lizards. *American Naturalist*, 1257-1269.

- Shine, R., Harlow, P. S., & Keogh, J. S. Boeadi (1998)a. The allometry of life-history traits: insights from a study of giant snakes (*Python reticulatus*). *Journal of Zoology*, 244, 405-414.
- Shine, R., Harlow, P. S., & Keogh, J. S. (1998)b. The influence of sex and body size on food habits of a giant tropical snake, *Python reticulatus*. *Functional Ecology*, 12(2), 248-258.
- Shine, R., LeMaster, M. P., Moore, I. T., Olsson, M. M., & Mason, R. T. (2001). Bumpus in the snake den: effects of sex, size, and body condition on mortality of red-sided garter snakes. *Evolution*, 55(3), 598-604.
- Shine, R., Madsen, T. R., Elphick, M. J., & Harlow, P. S. (1997). The influence of nest temperatures and maternal brooding on hatchling phenotypes in water pythons. *Ecology*, 78(6), 1713-1721.
- Sih, A., Bell, A. M., Johnson, J. C., & Ziemba, R. E. (2004). Behavioral syndromes: an integrative overview. *The quarterly review of biology*, 79(3), 241-277.
- Sih, A., Mathot, K. J., Moirón, M., Montiglio, P. O., Wolf, M., & Dingemanse, N. J. (2015). Animal personality and state-behaviour feedbacks: a review and guide for empiricists. *Trends in ecology & evolution*, 30(1), 50-60.
- Šimková, O. (2007). Velikostní pohlavní dimorfismus u vybraných druhů hroznýšovitých hadů (Boidae). Diplomová práce. Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy v Praze.
- Sinervo, B. (1990). The evolution of maternal investment in lizards: an experimental and comparative analysis of egg size and its effects on offspring performance. *Evolution*, 279-294.
- Sparkman, A. M., & Palacios, M. G. (2009). A test of life-history theories of immune defence in two ecotypes of the garter snake, *Thamnophis elegans*. *Journal of Animal Ecology*, 78(6), 1242-1248.
- Stamps, J. A. (2007). Growth-mortality tradeoffs and 'personality traits' in animals. *Ecology Letters*, 10(5), 355-363.
- Stamps, J. A. (2015). Individual differences in behavioural plasticities. *Biol Rev Camb Philos Soc*.

- Stamps, J., & Groothuis, T. G. (2010). The development of animal personality: relevance, concepts and perspectives. *Biological Reviews*, 85(2), 301-325.
- Starostová, Z., Kratochvíl, L., & Frynta, D. (2005). Dwarf and giant geckos from the cellular perspective: the bigger the animal, the bigger its erythrocytes? *Functional Ecology*, 19(4), 744-749.
- Svobodová, I., Vápeník, P., Pinc, L., & Bartoš, L. (2008). Testing German shepherd puppies to assess their chances of certification. *Applied Animal Behaviour Science*, 113(1), 139-149.
- Šichová, K., Koskela, E., Mappes, T., Lantová, P., & Boratyński, Z. (2014). On personality, energy metabolism and mtDNA introgression in bank voles. *Animal Behaviour*, 92, 229-237.
- Tinbergen, N. (1963). On aims and methods of ethology. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 20(4), 410-433.
- Tinkle, D. W. (1977). The distribution and evolution of viviparity in reptiles. *Miscellaneous publications*. 154.
- Toledo, L. F., Abe, A. S., & Andrade, D. V. (2003). Temperature and meal size effects on the postprandial metabolism and energetics in a boid snake. *Physiological and Biochemical Zoology*, 76(2), 240-246.
- Tolson, P. J. (1987). *Phylogenetics of the boid snake genus Epicrates and Caribbean vicariance theory* (No. 59 UNI).
- Torres, J., Pérez-Penichet, C., & Torres, O. (2014). Predation attempt by *Tropidophis melanurus* (Serpentes, Tropidophiidae) on *Anolis porcus* (Sauria, Dactyloidae). *Herpetology Notes*, 7, 527-529.
- Trivers, R. L., & Willard, D. E. (1973). Natural selection of parental ability to vary the sex ratio of offspring. *Science*, 179(4068), 90-92.
- Uller, T., & Olsson, M. (2008). Multiple paternity in reptiles: patterns and processes. *Molecular Ecology*, 17(11), 2566-2580.
- Van Damme, R., Bauwens, D., Braña, F., & Verheyen, R. F. (1992). Incubation temperature differentially affects hatching time, egg survival, and hatchling performance in the lizard *Podarcis muralis*. *Herpetologica*, 220-228.

- Vejvodová, T. (2014). *Rozmnožovací strategie vybraných druhů hroznýšovitých hadů (Boidae)*. Diplomová práce. Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy v Praze.
- Vergner, I. (1985). O systematice, chovu a rozmnožování hroznýše královského v teráriu. *Akvárium-terárium*, 28(5), 24-28.
- Walls, J. G. (1998). *The living boas*. Tfh Publications Incorporated.
- Wang, T., Zaar, M., Arvedsen, S., Vedel-Smith, C., & Overgaard, J. (2002). Effects of temperature on the metabolic response to feeding in *Python molurus*. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 133(3), 519-527.
- Watters, J. V., & Powell, D. M. (2012). Measuring animal personality for use in population management in zoos: suggested methods and rationale. *Zoo biology*, 31(1), 1-12.
- Wikelski, M., & Thom, C. (2000). Marine iguanas shrink to survive El Niño. *Nature*, 403(6765), 37-38.
- Ziegler, T., Schmitz, A., Koch, A., & Boehme, W. (2007). A review of the subgenus *Euprepiosaurus* 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.
- Žampachová, B. (2013). *Opakovatelnost behaviorálních testů osobnosti*. Diplomová práce. Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy v Praze.

## 6 Příloha A

Celkem předkládám jako součást své disertační práce čtyři odborné publikace, z nichž tři už vyšly a jedna se v době odevzdání nacházela ve stadiu odeslaného manuskriptu (III):

### 6.1 Seznam publikací zahrnutých v disertační práci

- I. Frynta, D., Vejvodová, T., & Šimková, O. (2016). Sex allocation and secondary sex ratio in Cuban boa (*Chilabothrus angulifer*): mother's body size affects the ratio between sons and daughters. *The Science of Nature*, 103(5-6), 1-10.
- II. Frynta, D., Frýdlová, P., Hnízdo, J., Šimková, O., Cikánová, V., & Velenský, P. (2010). Ontogeny of sexual size dimorphism in monitor lizards: males grow for a longer period, but not at a faster rate. *Zoological science*, 27(12), 917-923.
- III. Šimková, O., Development of behavioural profile in Northern Common Boa (*Boa imperator*): repeatable independent traits or personality? (manuskript)
- IV. Frynta, D., Šimková, O., Lišková, S., & Landová, E. (2013). Mammalian collection on Noah's ark: the effects of beauty, brain and body size. *PLoS One*, 8(5), e63110.

## 7 Příloha B

Následující publikace nejsou přímo součástí předkládané disertační práce, protože byly, jsou nebo budou přímo použity k obhajobě disertačních prací mých kolegů a spoluautorů daných publikací (J. Marešová, P. Frýdlová, T. Protiva). Jsou zde ale uvedeny, aby doplnily obraz publikační činnosti autorky. Pět prací už vyšlo, jedna se v době odevzdání nacházela v recenzním řízení (vi).

### 7.1 Seznam prací přiložených k disertační práci

- i. Frýdlová, P., Velenský, P., Šimková, O., Cikánová, V., Hnízdo, J., Reháček, I., & Frynta, D. (2011). Is body shape of mangrove-dwelling monitor lizards (*Varanus indicus*; Varanidae) sexually dimorphic?. *Amphibia-Reptilia*, 32(1), 27-37.
- ii. Frýdlová, P., Hnízdo, J., Chylíková, L., Šimková, O., Cikánová, V., Velenský, P. & Frynta, D. (2013) Morphological characteristics of blood cells in monitor lizards: Is erythrocyte size linked to actual body size? *Integr. Zool. Sl.* 39–45.
- iii. Frýdlová, P., Hnízdo, J., Velenský, P., Šimková, O., Cikánová, V., Chylíková, L., & Frynta, D. (2013). Easy life of males? Indirect evidence that growth is easier than egg production in mangrove-dwelling monitor lizards (*Varanus indicus*). *Acta Herpetologica*, 8(2), 105-113.
- iv. Frynta, D., Marešová, J., Landová, E., Lišková, S., Šimková, O., Tichá, I., & Fuchs, R. (2010). *Are Animals in Zoos Rather Conspicuous Than Endangered?*. Nova Science Publ..
- v. Landová, E., Marešová, J., Šimková, O., Cikánová, V., & Frynta, D. (2012). Human responses to live snakes and their photographs: evaluation of beauty and fear of the king snakes. *Journal of environmental psychology*, 32(1), 69-77.
- vi. Protiva, T., Gunalen, D., Bauerová, A., Palupčíková, K., Somerová, B., Frýdlová, P., Jančúchová – Lásková, J., Šimková, O., Frynta, D. & Reháček, I.: Shell shape and genetic variability of Southeast Asian Box Turtles (*Cuora amboinensis*) from Borneo and Sumatra. (manuskript v recenzním řízení)