

Univerzita Karlova, Přírodovědecká fakulta
Katedra zoologie

Charles University, Faculty of Science
Department of Zoology

Doktorský studijní program: Zoologie
Doctoral study programme: Zoology

Autoreferát disertační práce
Summary of the Doctoral thesis



Ekologie chování gekončíka nočního (*Eublepharis macularius*)
Behaviour and ecology of leopard geckos (*Eublepharis macularius*)

Mgr. Jitka Jančúchová Lásková

Školitel: RNDr. Eva Landová, Ph.D.

Školitel-konzultant: Doc. RNDr. Daniel Frynta, Ph.D.

Praha 2017

Abstrakt

V průběhu evoluce přírodní výběr selektuje jedince, kteří volí tu nejlepší strategii pro přežití a největší reprodukční úspěch. Z evolučního hlediska hraje hybridizace významnou roli v procesu speciace. Zvolení vhodné antipredační strategie vzrůstá šance jedince na přežití. Ve své dizertační práci jsem se zabývala těmito dvěma tématy a jejich vlivu na fitness u gekončíka nočního (*Eublepharis macularius*, Eublepharidae). Oproti jiným skupinám obratlovců je záznamů o hybridizaci a jejím vlivu na fitness (fertilitu, přežívání) hybridů u ještěřů málo, ačkoliv hybridizují i geneticky vzdálené druhy. Efekt hybridizace na fitness byl studován u dvou druhů gekončíků (*E. macularius* a *E. angramainyu*). Zda jsou ochotni se křížit s cizím druhem a jaký to má dopad na fitness hybridů. Podobně byli studovány u geneticky příbuznějších forem komplexu druhů kolem *E. macularius* případné prekopulační omezení a výhody a ztráty spojené s hybridizací. Analýza dat ukázala, že ještěři hybridizují i mezi velmi fylogeneticky vzdálenými druhy a dokonce jsou „úspěšnější“ než ptáci nebo želvy. Překvapivě se v naší studii neprokázal vztah mezi genetickou vzdáleností rodičovských druhů a sterilitou anebo neživotaschopností hybridů. Alespoň částečná fertilita F1 hybridů a tok genů se vyskytoval i u hybridizací mezi geneticky nejvzdálenějšími rodičovskými druhy. Zjistili jsme, že nejsou vytvořeny dostatečné prekopulační zábrany, které by bránily jak mezidruhové, tak vnitrodruhové hybridizaci. Významné bylo zjištění, že mezidruhové křížení druhů *E. angramainyu* a *E. macularius* je prvním záznamem o křížení u druhů s teplotně určeným pohlavím (TSD) u ještěřů. Zároveň patří k hybridizaci mezi geneticky nejvzdálenějšími druhy ještěřů ve srovnání s dostupnou literaturou. Na základě morfologických analýz a analýzy zbarvení se liší jak rodičovské druhy *E. angramainyu* a *E. macularius*, ale také jejich F1 hybridi. Druh *E. angramainyu* roste pomaleji a větší velikosti dosáhne díky delšímu období exponenciálního růstu. F1 hybridi jsou životaschopní a fertilní a introgrese je umožněna díky zpětnému křížení. Mezidruhovní hybridi, s výjimkou F2 hybridů, nemají žádná poškození a ani horší životaschopnost nebo růst. Na základě toho lze očekávat, že ještěři hybridizují častěji, a i mezi geneticky rozdílnějšími druhy, než se dodnes ví. Podařilo se nám zdokumentovat změny antipredační strategie v průběhu ontogeneze u druhu *E. macularius*. Zatímco mláďata odrazují predátora vokalizací, dospělci utíkají a mají výhodu z kryptického zbarvení.

Abstract

During evolution, the natural selection favours individuals with the best survival strategy and the highest reproductive success. From the evolutionary point of view, hybridization plays an important role in the process of speciation. Avoiding predators by choosing the most appropriate antipredator strategy increases the animal's chances of survival as well. Studying fitness consequences of hybridization and predation in *Eublepharis macularius* (Eublepharidae) was the main objective of this theses. Compared to other vertebrate groups, the reliable records on hybridization and its effect on the hybrid's fitness (fertility, survival) in lizards are scarce, despite their ability to hybridize between genetically distant species. These effects were examined in two species of eyelid geckos (*E. macularius* and *E. angramainyu*). We aimed to discover whether they were willing to hybridize with a heterospecific species and how the fitness of the hybrids would be affected. Similarly, were studied more genetically related forms of *E. macularius* species complex, the potential precopulatory barriers, and fitness cost of this hybridization. Analysis of published data has shown that the lizards hybridize between very phylogenetically distant species and are even "more successful" than birds or turtles. Surprisingly, we didn't prove relationship between the genetic distances of parental species and the sterility or unviability of hybrids. The F1 hybrids were typically at least partially fertile and the genetic introgression was possible. The sufficient precopulatory barriers to prevent both the interspecies and the intraspecies hybridizations were not found. Significant was the finding that the interspecific hybridization between the *E. angramainyu* and *E. macularius* was the first record of crossing the species with temperature-dependent sex determination (TSD) in lizards. At the same time, this cross belongs to the hybridization between genetically most distant species in lizard compared with the available literature. Analyses of morphometric and colour traits confirmed the phenotypic distinctiveness of both parental species of *E. angramainyu* and *E. macularius*, as well as their F1 hybrids. *E. angramainyu* species grew more slowly and the larger size was attained by a longer period of exponential growth. I demonstrated that F1 hybrids were viable and fertile and the introgression might be enabled via backcrossing. The interspecific hybrids, except for F2 generation, displayed neither malformations nor reduced survival or growth. Based on these findings, the lizards can be expected to hybridize more frequently and even between more genetically distinct species than what has been known. Finally, optimal antipredator strategy changes over ontogeny were documented in *E. macularius*, as juveniles deter a predator by vocalization, while the adults rather escape and benefit from their cryptic colouration.

Seznam příložených prací / Papers attached to this thesis

- I. **Jančúchová-Lásková, J.**, Landová, E. & Frynta, D. (2015) Are genetically distinct lizard species able to hybridize? A review. *Current Zoology* 61: 155-180.
- II. Landová, E., **Jančúchová-Lásková, J.**, Kratochvíl, L., Polák, J. & Frynta, D. Divergence in sexual behaviour during distant and close hybridization in eublepharid geckos: experimental crossing of *Eublepharis macularius* and its congeners (*manuscript*).
- III. **Jančúchová-Lásková, J.**, Landová, E. & Frynta, D. (2015) Experimental crossing of two distinct species of leopard geckos, *Eublepharis angramainyu* and *E. macularius*: viability, fertility and phenotypic variation of the hybrids. *Plos One* 10.
- IV. Frynta, D., **Jančúchová-Lásková, J.**, Frýdlová, P. & Landová, E. Fast or slow? A comparative study of body weight trajectories in three species of the genus *Eublepharis* and their hybrids (*manuscript*).
- V. Landová, E., **Jančúchová-Lásková, J.**, Musilová, V., Kadochová, S. & Frynta, D. (2013) Ontogenetic switch between alternative antipredatory strategies in the leopard gecko (*Eublepharis macularius*): defensive threat versus escape. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 67: 1113-1122.

Úvod

V průběhu evoluce přírodní výběr selektuje jedince, kteří volí tu nejlepší strategii pro přežití a největší reprodukční úspěch (Darwin 1859; Davies et al. 2012). Prokázalo se, že i hybridizace mezi druhy a následná genetická introgrese může mít pozitivní vliv na jedince a v dlouhodobém měřítku hybridizace hraje významnou roli v procesu speciace a při vzniku adaptivních znaků (Seehausen 2004; Mallet 2007; Genovart 2009; Abbott et al. 2013).

Sexuálně množící se druhy jsou odděleny prezygotickými a postzygotickými reprodukčně izolačními mechanismy (RIM). Prezygotické reprodukční bariéry způsobují jak prekopulační izolaci (např. odlišné samičí preference partnera nebo různé reprodukční chování), tak postkopulační zábrany (snížená životaschopnost spermií při mezidruhovém křížení nebo nekompatibility mezi spermii a vajíčky (Servedio 2001)). Postzygotické RIM vzniká především díky genetické odlišnosti druhů a následné nekompatibility způsobují neživotaschopnost a sterilitu hybridů (Orr & Presgraves 2000; Coyne & Orr 2004). To vede k selekci a tlaku na vznik tzv. prezygotických RIM, často prekopulačních bariér, které předchází samotné hybridizaci (Hoskin et al. 2005). Dobzhansky-Muller model předpokládá, že nekompatibility mezi druhy se hromadí s časem, který uplynul od jejich oddělení, a tudíž roste i síla postzygotických RIM (Dobzhansky 1936; Muller 1942; Orr & Turelli 2001). Nicméně rychlost, s jakou tyto bariéry vznikají, se významně liší mezi hlavními skupinami obratlovců (Wilson et al. 1974; Prager & Wilson 1975; Karl et al. 1995; Fitzpatrick 2004; Bolnick & Near 2005).

Ačkoliv se mnoho prací věnovalo teoretické analýze proximálních mechanismů hybridizace, v literatuře poměrně dost chybí přehled empirických studií, a to především u skupiny plazů. To nás vedlo k sepsání první publikace (**publikace I.**), ve které jsme chtěli ukázat stav znalostí o schopnosti ještěřů hybridizovat s důrazem na informace o fitness hybridů (např. životaschopnost, fertilita/sterilita, malformace, kompetice). Předpokládali jsme, že ještěři budou schopni hybridizovat podobně často jako ptáci (Grant & Grant 1992; McCarthy 2006) díky fylogenetické příslušnosti ke skupině Diapsida.

Další významnou součástí chování každého živočicha, aby přežil, je volba antipredační strategie. Někdy je lepší utéct, jindy zase se pokusit predátora zastrašit a někdy je výhodné mít to správné zbarvení (Pough 1976; Medill et al. 2011; Fresnillo et al. 2016). Ukázalo se, že antipredační chování je kromě vnějších podmínek ovlivněno také např. velikostí, kondicí, zkušeností, zbarvením, mírou predáčního tlaku, ale také stářím zvířete a jeho fyziologickým

stavem a možnostmi (Marcellini & Jenssen 1991; Van Buskirk & Schmidt 2000; Benard 2004; Dangles et al. 2007). Úspěšnost a volba strategie v těchto interakcích s predátorem ovlivňuje fitness zvířete (Lind & Cresswell 2005). Jelikož se během ontogenetického růstu mění různé morfologické a fyziologické vlastnosti jedince, pro mláďata a dospělé se selekční tlaky mohou výrazně lišit (Pough 1978; Garland 1985; Irschick 2000; Herrel et al. 2006). Na základě toho se pak se pak může v ontogenezi měnit i chování a preference jedinců (Law 1991; Lind & Welsh 1994; Keren-Rotem et al. 2006; Eskew et al. 2009).

Ve své dizertační práci jsem se zabývala těmito dvěma tématy u gekončíka nočního (*Eublepharis macularius*, Eublepharidae). Hybridizační experimenty jsem provedla na dvou úrovních: mezi fylogeneticky vzdálenějšími druhy *E. macularius* a *E. angramainyu* a mezi příbuznějšími formami v rámci komplexu druhu kolem *E. macularius*. Antipredační strategii jsem zkoumala u druhu *E. macularius* od vylíhnutí po dospělost. Druh *E. macularius* vyskytuje na území Pákistánu, východního Afghánistánu a severozápadní Indie. Druh *E. angramainyu* je méně běžný a obývá oblast bývalé Mezopotámie a jihozápadního Iránu (Anderson 1999). Výskyt obou druhů odděluje Íránské Plato a pohoří Zagros (Göçmen et al. 2002; Seufer et al. 2005). Jak geologické, tak genetické poznatky naznačují, že tyto dva druhy se oddělily před více jak 12–15 miliony lety (detaily v **Publikaci III.**). Informace o ekologii a chování druhu *E. angramainyu* jsou sporadické. Oba druhy se vyskytují ve stepních porostech s kamenitou půdou od nížin až po pohoří Zagros a Himaláji (Seufer et al. 2005). I o přirozeném prostředí gekončíka nočního a o jeho ekologii a chování v přírodě se zmiňuje jen pár prací (Minton 1966; Khan 1999). Někteří poukazují na to, že v rámci tohoto druhu existují více forem či poddruhů, které se liší nejen morfologicky, ale i geneticky (Seufer et al. 2005; Starostová et al. 2005). Při mé práci jsem pracovala s třemi formami, které se lišily nejen barevně, ale i velikostně a tvarem těla. Forma, která má charakteristické zbarvení, jsme nazvali „žlutá“ a odpovídá označení „yellow population“ v publikaci Starostová et al. 2005. Geneticky velmi podobná, ale morfologií odlišná forma „bílá“ odpovídá označení „white population“. Námi označovaná „tmavá“ forma odpovídá *E. cf. fuscus* Börner, 1981 v publikaci Starostová et al. (2005). Taxonomie tohoto druhu i celého rodu není příliš jasná (Das 1997; Seufer et al. 2005; Starostová et al. 2005; Mirza et al. 2014), a proto prozatím používáme označení „tmavá“ forma.

Cíle práce

- I. Jak moc geneticky vzdálené druhy ještěřů se mohou ještě křížit a jaký má dopad hybridizace na jejich fitness – fertilitu a životaschopnost?
- II. Existuje mezi geneticky vzdálenějšími druhy *E. angramainyu* a *E. macularius*, popřípadě mezi formami komplexu druhu *E. macularius* prekopulační bariéra bránící vzájemné hybridizaci?
- III. Jaký má dopad hybridizace mezi druhy *E. angramainyu* a *E. macularius* na fitness hybridů v různých generacích? Existují mezi těmito druhy postzygotické reprodukčně izolační bariéry?
- IV. Je velikost dospělého gekončika určena spíše rychlostí růstu nebo časem exponenciálního růstu? Ovlivní hybridizace negativně růstové parametry?
- V. Mění se antipredační strategie gekončika nočního během jeho ontogeneze?

Materiál a metodika

Nejdříve jsem prozkoumala dostupnou literaturu o přirozené nebo experimentální hybridizaci mezi různými druhy ještěřů. Získala jsem dostupné informace o výskytu hybridizace u ještěřů, o životaschopnosti a plodnosti hybridů a také o výskytu partenogenetických hybridních druhů. Jako ukazatel genetické divergence mezi hybridizujícími druhy jsme použili rozdíl mezi sekvencemi nukleotidů (HKY85) mitochondriálního genu *cyt b*. Sekvence byly staženy z databáze NCBI GenBank (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/>).

Pro naše hybridizační experiment jsme použili dva druhy gekončků, *E. macularius* a *E. angramainyu*, a tři formy komplexu druhu *E. macularius*, „žlutou“, „bílou“ a „tmavou“. Všechna zvířata byla dospělá (minimálně dva roky stará) a byla importována Pákistánem a Íránem (podrobnosti v **Publikaci III.**). Ostatní použitá zvířata byla potomky první generace těchto zakladatelů. Dospělá zvířata byla chována ve skleněných teráriích (60 x 30 x 20 cm a 30 x 30 x 20 cm) se substrátem z kůry, úkrytem a miskami na vodu a larvy potemníka moučného. Mláďata byla chována v plastických krabičkách (18 x 18 x 12 cm). Teplota v chovu byla kolem 28°C. Gekoni měli přístup k vodě a byli krmeni cvrčky a larvami potemníků obalenými ve vitamínech a minerálech každý týden. AD3 a E vitamíny byly přidávány jednou za 14 dní.

Experimenty s pářením probíhaly po 19. hodině s ohledem na noční aktivitu gekončků. Samce jsem umístila opatrně do terária k samici na 30 min a vše jsem natáčela na kameru s nočním režimem. Pokud k páření nedošlo v tomto intervalu, opakovala jsem pokus jiný den. Každá samice v experimentu se mohla pářit jen s jedním samcem v danou reprodukční sezónu. Hodnotila jsem chování samců a samic během dvoření a páření nebo averzivní chování, pokud samice odmítala páření.

Po úspěšné hybridizaci jsem inkubovala vajíčka *E. macularius* a většinu vajíček hybridů v inkubátoru s teplotou na 28 °C a u druhu *E. angramainyu* na 26 °C (viz Tab. 1 v **Publikaci III.**). U všech mláďat jsem zaznamenávala identitu rodičů, datum snůšky a líhnutí. U hybridů první (F1) a druhé generace (F2) a hybridů ze zpětného křížení s oběma rodičovskými druhy (B_M a B_A) jsem sledovala různé parametry fitness – hmotnost vajíček, hmotnost mláďat při líhnutí, růst, přežívání a fertilitu po dosažení dospělosti. Tyto údaje jsem pak porovnávala s rodičovskými druhy.

Nakonec byli různě staří gekončci noční (*E. macularius*), od vylíhnutí po dospělost (do stáří 31 měsíců), testováni v jednoduchých antipredačních experimentech. Každé zvíře bylo vystaveno sekvenci pěti stříknutí z rozprašovače a deseti šťouchnutí tyčinkou na bázi ocasu a byly zaznamenány následné reakce. Analyzovali jsme vliv věku, velikosti těla, kondice, zbarvení (mláďe – dospělec) a pohlaví na pozorované prvky chování.

Výsledky a diskuse

Zjistili jsme (**Publikace I.**), že záznamy o hybridizaci se vyskytují mezi téměř všemi hlavními liniemi ještěřů. Většina výzkumů se zaměřuje na partenogenetické druhy nebo polyploidní hybridy čeledí Lacertidae, Teiidae a Gekkonidae. Homoploidní bisexuální hybridi jsou zaznamenáni především u čeledi Lacertidae a skupiny Iguania. Horní limit genetické divergence mezi rodičovskými druhy byl podobný jak pro partenogenetické, tak pro bisexuální druhy (18-21 %) a je srovnatelný nebo dokonce překračuje hodnoty pro jiné hlavní skupiny obratlovců. I přesto jsou F1 hybridi u ještěřů alespoň částečně fertilní, a tak dochází k introgresi genů i mezi velmi geneticky odlišnými druhy. Absence významného vztahu mezi genetickou vzdáleností rodičovských druhů a potenciálem pro tok genů (přítomnost fertility F1 hybridů a životaschopných hybridů dalších generací) byla překvapující, neboť tento vztah byl předtím popsán u řady taxonů (Edmands 2002; Rykena 2002; Sanchez-Guillen et al. 2014). Absenci tohoto vztahu v našich datech lze možná vysvětlit statistickou distribucí dat. Většina F1 hybridů

byla totiž částečně fertilní, což umožnilo vzniknout zpětným hybridům s alespoň jedním rodičovským druhem. Spolehlivé záznamy hybridizace mezi ještěry jsou poměrně vzácné, a proto nemůže vyloučit existenci více geneticky odlišnějších druhů, které jsou schopni produkovat neplodné hybridy a zatím nebyli objeveni.

Hybridizační experimenty jsme provedli na dvou úrovních, za prvé mezi sesterskými, ale geneticky značně vzdálenými druhy, *E. macularius* a *E. angramainyu* a za druhé mezi dvěma formami komplexu druhu *E. macularius*, které jsou geneticky méně odlišné. U obou hybridizací se druhy i formy mezi sebou liší i ve velikosti a tvaru těla a ve zbarvení. Z našich výsledků vyplývá (**Publikace II.**), že samci obou druhů i forem se zajímají a dvoří samicím jak vlastního, tak cizího druhu a samice jsou ochotné se s nimi pářit. Nicméně samci i samice se začínou o potenciálního partnera zajímat dříve, pokud jde o jejich vlastní druh než o cizí. Je možné, že pro tuto diskriminaci využívají i jiné než čichové signály. Například jejich preference sexuálního partnera může být ovlivněna jeho velikostí. V některých studiích se prokázalo, že samice nebo i samec může preferovat větší jedince před menšími (Andersson & Iwasa 1996). To se ale v naší studii neprokázalo, protože celkový čas, kdy jevíli zájem o druhé zvíře, byl pro obě pohlaví podobný, jak při interakci s jedincem vlastního, tak cizího druhu. Pro samici, díky její vyšší investici do reprodukce, by mohl být výběr partnera důležitější. Pokud je samice gekončíka ve správné ovulační fázi, výběr možná neřeší (Kratochvíl & Frynta 2007). Další vysvětlením může být to, že samice se páří opakovaně s různými samci a výběr probíhá až uvnitř samice, jako například kompetice spermií nebo skrytá samičí volba (Madsen et al. 1992; Olsson & Madsen 1998; Simmons 2005), přičemž samice uchovávají spermie po celou reprodukční sezónu (LaDage et al. 2008). Samci obou druhů se dále nelišili ani době, kdy vibrovali ocasem na svoji nebo cizí samici. Jediný rozdíl byl, že samec *E. angramainyu* okusoval vlastní samici kratší dobu než cizí. Myslíme si s ohledem na zvýšenou agresivitu samic při odmítnutí páření u druhu *E. angramainyu*, vede samce u vlastních samic k větší obezřetnosti. Nereceptivita těchto samic by i vysvětlovala, proč samec *E. angramainyu* okusoval více cizí samice, které mohly být jen více receptivní k páření.

Ukázalo se, že navzdory poměrně velké genetické odlišnosti těchto dvou druhů (22 % HKY85 distance úseku cytochromu b dlouhého 303 bp, Palupčíková et al. nepublikovaná data) jsou samice druhu *E. macularius*, které se zkřížily se samcem *E. angramainyu*, schopné snášet oplozená vejce. Tato vejce však měla jen zhruba poloviční líhnivost, než má běžně druh *E. macularius*. Přežívání těchto F1 hybridů bylo vysoké a srovnatelné s rodičovskými druhy. Ačkoliv jejich velikost po vylíhnutí spíše odpovídala mláďatům menšího druhu *E. macularius*, v dospělosti dorostli větší velikosti a fenotypově se spíše přiblížili většímu druhu

E. angramainyu (**Publikace III.**). Tato nesrovnalost by napovídala, že ačkoliv jsou F1 hybridi geneticky nositeli znaku pro větší velikost zděděnou po otci, na počátku je jejich velikost dána matkou, tedy menším druhem *E. macularius*. Velikost vajíčka je u ještěřů limitována velikostí samice, resp. velikostí její břišní dutiny (Kratochvíl & Frynta 2006; Kratochvíl & Kubička 2006). Větší velikosti druh/forma nedosáhne zvětšováním rychlosti růstu, ale prodloužením času, kdy exponenciálně roste. F1 hybridi tak dosáhnou dospělé velikosti, kdy jsou schopní se reprodukovat, rychleji než druh *E. angramainyu* (**Publikace IV.**). Za určitých podmínek to může znamenat pro hybridy značnou výhodu oproti rodičovskému druhu (Pfenning 2007).

Ukázalo se, že většina těchto F1 hybridů jsou fertálních a samice nejsou horší v produkci vajec. Výrazný rozdíl jsme pak našli ale v jejich líhnivosti. Líhnivost vajec hybridů křížených zpětně s rodičovským druhem *E. macularius* byla úspěšná oproti křížení s druhem *E. angramainyu*, kde se nevylíhlo jediné mládě. Tato asymetrie v úspěchu zpětného křížení byla pozorována i u jiných taxonů (Arnold et al. 1996; Rykena 2002; Bolnick et al. 2008; Devitt et al. 2011; Robbins et al. 2014). Mláďata F2 hybridů se líhla velmi špatně (líhnivost pouze 6 %) a všechna čtyři mláďata měla zjevné deformace v oblasti ocasu. Jen jedno mládě se dožilo dospělosti.

Naše výsledky o fitness a fertilitě hybridů u gekončků, navzdory genetické odlišnosti rodičovských druhů dle cytochromu b, jen potvrzují naše domněnky o možnosti většího výskytu úspěšných hybridizací u ještěřů, než je doposud známo (**Publikace I.**). Tento případ hybridizace se totiž řadí na pomyslnou první příčku v Tabulce 2 v **Publikaci I.** Toto zjištění je o to zajímavější, že se jedná o první záznam hybridizace mezi druhy s teplotně určeným pohlavím (TSD) u ještěřů. Naše hypotéza, že druhy s TSD budou snáze hybridizovat, díky absenci pohlavních chromozomů, však vyžaduje větší množství hybridizujících druhů jak s TSD, tak s GSD (geneticky určeným pohlavím), které budou srovnatelně odlišní.

Z výsledků posledního experimentu vyplývá, že strategie antipredačního chování se s věkem u gekončíka nočního (*E. macularius*) mění (**Publikaci V.**). V raném věku mláďata moc neutíkají a místo toho se snaží predátora zastrašit vřeštěním (vokalizací) a se silně rozevřenou tlamou. Toto chování se s věkem postupně vytrácí a místo toho začnou gekončiči převážně utíkat. Proč malá mláďata volí tuto zastrašovací strategii může vysvětlit možná jejich velikost a s ní spojená jistá fyziologická omezení, jež mají dopady na jejich performanční schopnosti (Pough 1978; Huey & Hertz 1982; Nelson et al. 2006). Alternativním vysvětlením změny antipredační strategie je změna zbarvení z kontrastního mláděcího vzoru na skvrnitý vzor dospělého gekončíka, který na kamenitém podkladu, může působit krypticky (Marcellini

1977; Ruxton et al. 2004). Jelikož u gekončíka *E. macularius* existuje poměrně velká variabilita zbarvení (Seufer et al. 2005) a zároveň obývají poměrně širokou niku habitatů, lze se domnívat, že tato variabilita by mohla souviset se selekčním tlakem na vhodné kryptické zbarvení pro konkrétní lokalitu. V potaz musíme brát i rozdílný predáční tlak na mláďata a dospělé, jelikož mláďe má širší okruh potencionálních predátorů než větší dospělec (Head et al. 2002). To vytváří silnější selekci na vhodně zvolenou antipredáční strategii. Ukazuje se, že mláďata ještěřů jsou ochotna častěji riskovat než dospělci (Daniels 1984; Hawlena et al. 2006; Samia et al. 2016).

Závěry

- Ještěři hybridizují i mezi velmi vzdálenými druhy podobně jako je tomu u ryb a žab a dokonce jsou „úspěšnější“ (tj. hybridizují geneticky vzdálenější rodičovské druhy) než ptáci, želvy, krokodýli, hadi a savci.
- Počet záznamů o hybridizaci a o vlivu na fitness hybridů u ještěřů je oproti jiným skupinám obratlovců poměrně malý, ale hybridizace se vyskytuje napříč celou jejich fylogenezí.
- Překvapivě se v naší studii neprokázal vztah mezi genetickou vzdáleností rodičovských druhů a sterilitou anebo neživotaschopností hybridů u ještěřů. Alespoň částečná fertilita F1 hybridů a tok genů se vyskytoval i u příkladů hybridizací mezi geneticky nejvzdálenějšími rodičovskými druhy.
- Zjistili jsme, že mezi druhy *E. angramainyu* a *E. macularius* a ani mezi „tmavou“ a „žlutou“ formou komplexu druhu *E. macularius* nejsou vytvořeny dostatečné prekopulační bariéry, které by zabránily křížení.
- Mezidruhové křížení druhů *E. angramainyu* a *E. macularius* je prvním záznamem o křížení u druhů s teplotně určeným pohlavím (TSD) u ještěřů a zároveň patří k hybridizaci mezi geneticky nejvzdálenějšími druhy ještěřů ve srovnání s dostupnou literaturou.
- Na základě morfologických analýz a analýzy zbarvení a růstových parametrů se liší jak rodičovské druhy *E. angramainyu* a *E. macularius*, ale také jejich F1 hybridů.
- F1 hybridů jsou životaschopní a fertillní a introgrese (tok genů) druhu *E. angramainyu* do genomu *E. macularius* je umožněna díky zpětnému křížení. Mezidruhová hybridů,

s výjimkou F2 hybridů, nemají žádná poškození a ani horší životaschopnost nebo růstovou dynamiku.

- Lze očekávat, že ještěři hybridizují častěji, a i mezi geneticky rozdílnějšími druhy, než se dodnes ví.
- Gekončící noční mění antipredační strategii během ontogeneze. Mláďata jsou odvážnější, volí spíše zastrašování postojem, vokalizací a častěji útočí. Dospělí gekončící volí útěk. Tato změna chování je doprovázena změnou zbarvení od kontrastního pruhování mláďat po kryptické skvrnitě zbarvení dospělců.

Introduction

During evolution, natural selection selects individuals who choose the best strategy for surviving and the greatest reproductive success (Darwin 1859; Davies et al. 2012). It has been shown that even hybridization between species and subsequent genetic introgression can have a positive effect on the individual and in the long term, hybridization plays an important role in the process of speciation and adaptive character formation (Seehausen 2004; Mallet 2007; Genovart 2009; Abbott et al. 2013).

Species of sexually reproducing organisms are delimited by prezygotic and/or postzygotic reproductive isolation mechanisms (RIMs). The prezygotic reproduction barriers cause either the premating isolation (e.g., due to different female preferences and different mating behavioural patterns) or the postmating incompatibilities (reduced sperm survival in interspecific crosses or incompatibilities between sperm proteins and egg, examples are reviewed in Servedio, 2001). The postzygotic RIMs result mainly from the genetic divergence of species and these consequent incompatibilities cause inviability or sterility of the hybrids (Orr & Presgraves 2000; Coyne & Orr 2004). This leads to selection and pressure for the emergence of prezygotic RIMs, often precopulatory barriers that precede the hybridization (Hoskin et al. 2005). The Dobzhansky-Muller model assumes that the incompatibilities between species accumulate with the time elapsed from their separation, and hence the strength of the postzygotic RIM (Dobzhansky 1936; Muller 1942; Orr & Turelli 2001). However, the rate at which these barriers arise differs significantly between major groups of vertebrate animals (Wilson et al. 1974; Prager & Wilson 1975; Karl et al. 1995; Fitzpatrick 2004; Bolnick & Near 2005).

Despite of the numerous papers devoted to the theoretical analysis of the proximate mechanisms of hybridization there have been scarce reviews of empirical hybrid studies, especially those concerning reptiles. This led us to write the first **publication (I)**, in which we wanted to show the state of knowledge about the ability of lizards to hybridize with an emphasis on information about the fitness of hybrids (e.g. viability, fertility / sterility, malformations, competition). We assumed that lizards are able to hybridize so often like birds (Grant & Grant, 1992; McCarthy 2006) due to the phylogenetic group membership Diapsida.

Another important part of the behaviour of each animal to survive is the choice of an antipredator strategy. Sometimes it's better to run away, sometimes to try to intimidate the predator, and sometimes it's good to have the right colour (Pough 1976; Medill et al. 2011;

Fresnillo et al. 2016). In addition to external conditions, antipredator behaviour has also been shown to be influenced, for example, by body size, condition, experience, colour pattern of animals or degree of antipredator pressure, but also the age of the animal and its physiological state (Marcellini & Jenssen 1991; Van Buskirk & Schmidt 2000; Benard 2004; Dangles et al. 2007). The success and strategy choice in these interactions with the predator affect the animal's fitness (Lind & Cresswell 2005). Since the different morphological and physiological properties of an individual change during ontogenetic growth, the selection pressures may vary considerably for juveniles and adults (Pough 1978; Garland 1985; Irschick 2000; Herrel et al. 2006). Based on this, the behaviours and preferences of individuals can be changed in ontogeny (Law 1991; Lind & Welsh 1994; Keren-Rotem et al. 2006; Eskew et al. 2009).

In my dissertation, I dealt with these two topics in *Eublepharis macularius* (Eublepharidae). I realized the hybridization experiments on two levels: between the phylogenetically more distant species of *E. macularius* and *E. angramainyu* and between the related forms within the species *E. macularius*. I examined the antipredator strategy of *E. macularius* from hatching up to adulthood. The species *E. macularius* occurs in Pakistan, east Afghanistan and northwest India. The species *E. angramainyu* is less common and inhabits the area of the former Mesopotamia and southwest Iran (Anderson 1999). The occurrence of both species is separated by the Iranian Plateau and the Zagros Mountains (Göçmen et al., 2002, Seufer et al., 2005). Both geological and genetic evidence suggests that these two species are separated before more than 12 to 15 million years ago (see details in **Publication II**). Information about the ecology and behaviour of *E. angramainyu* are sporadic. Both species occur in steppe vegetation with stony soil from the lowlands to the Zagros Mountains and Himalayas (Seufer et al., 2005). Even the natural environment of leopard geckos and its ecology and behaviour in nature is mentioned only in a few works (Minton 1966, Khan 1999). Some authors suggest that there are several forms or subspecies within the species *E. macularius* that differ not only morphologically but also genetically (Seufer et al., 2005, Starostová et al., 2005). In my work, I used the three forms of *E. macularius* complex species that differed not only in colour, but also in size and shape of the body. In our studies, a form with a typical colour are called "yellow" and correspond to the "yellow population" in Starostová et al. 2005. The genetically very similar, but morphologically distinct "white" form corresponds to the animals of "white population". Our named "dark" form corresponds to *E. cf. fuscus* Börner, 1981, published by Starostová et al. (2005). A taxonomy of this species is not very clear (Das 1997;

Seufer et al., 2005; Starostová et al., 2005; Mirza et al., 2014), and so far, we use the term "dark" form.

Aims of the study

- I. How much genetically distant species of lizards can still cross and how does hybridization impact on their fitness - fertility and viability?
- II. Are there precopulatory barriers between genetically distinct species of *E. macularius* and *E. angramainyu* or between forms of complex *E. macularius* species which prevent their hybridization?
- III. What is the impact of hybridization between *E. angramainyu* and *E. macularius* on the fitness of hybrids in different generations? Are there postzygotic reproductive isolation barriers between these species?
- IV. Is the size of adult eyelid gecko determined by growth rate or exponential growth time? Does hybridization affect negative growth parameters?
- V. Does the antipredator strategy of the leopard geckos change during its ontogeny?

Material and methods

First, I reviewed the available literature providing empirical evidence of natural and/or experimental hybridization between distinct species of lizards. I gathered available information about the distribution of hybridization in lizards, viability and/or fertility of the hybrids and the occurrence of the parthenogenetic hybrid species. As a proxy of genetic divergence of the hybridizing taxa we adopted nucleotide sequence distance (HKY85) of mitochondrial *cyt b* gene. The sequences were downloaded from NCBI GenBank (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/>).

For our hybridization experiments we used two species of eyelid geckos, *E. macularius* and *E. angramainyu*, and three forms of the *E. macularius* complex species, "yellow", "white" and "dark" form. All animals were adult (at least two years old) and were imported from Pakistan or Iran, respectively (for more details see **Publication III**). Other animals were the first generation of descendants of these wild-caught animals. The adults

were kept individually in glass cages (60 x 30 x 20cm or 30 x 30 x 20cm in size) with bark substrate, a shelter, a water dish and a dish for mealworms. The juveniles and the subadults were kept in plastic cages (18 x 18 x 12cm in size). The temperature in the breeding room was about 28°C. The geckos had continuous access to water and were fed crickets and mealworms dusted with vitamins and minerals (Nutri Mix) weekly; AD₃ and E vitamins were provided once per 14 days.

The mating experiments carried out after 7 p.m. with respect the nocturnal activity of the geckos. I gently placed the male into the female's terrarium for 30 min and I recorded the behaviour using a night vision video camera. If mating did not occur within this interval, I repeated the trial the other day. Each experimental female was allowed to copulate exclusively with a single male during a given mating season. I evaluated the behaviour of males and females during courtship and mating or aversive behaviour when females refused copulation.

After successful hybridization, the eggs of *E. macularius* and most of the hybrid eggs were incubated at 28 ° C and the eggs of *E. angramainyu* at 26 ° C (see Tab. 1 in **Publication III.**). It was recorded the parent's identity, the date of nest and hatching up for all juveniles. For the hybrids of the first (F1) and second (F2) generation and for the backcrosses with both parental species (B_M and B_A) were monitored some parameters of the fitness – egg weight, juvenile weight after hatching up, growth, survival and fertility in adulthood. These data were then compared with the parental species.

Finally, the leopard gecko (*E. macularius*) of various ages, from hatching up to adulthood (31 months) were tested in easy antipredator experiments. Each animal was exposed to a sequence of five “water-spraying” and ten “stick” (stick poking on base of the tail) stimuli, and the emitted behaviour was recorded. We analysed the effects of age, body size, body condition, adult–juvenile coloration, and sex on observed behavioural traits.

Results and discussion

We found that hybridization events are widely distributed among nearly all major lizard clades. The majority of research focuses on parthenogenetic species and/or polyploid hybrids in families Lacertidae, Teiidae and Gekkonidae. Homoploid bisexual hybrids are mainly reported within Lacertidae and Iguania groups. The upper limit of genetic divergence was similar with regard to both parthenogenetic and bisexual hybrids (18–21 %) and is comparable to or even exceeds the corresponding values reported for other principal clades of vertebrates.

In spite of this, F1 hybrids are typically at least partially fertile in lizards and thus genetic introgression between highly divergent species is possible. The absence of a significant relationship between the genetic distance of the parental species and the potential for a gene flow (the presence of fertility in F1 hybrids and viable later hybrids) was surprising as this relationship was previously demonstrated in various animal taxa (Edmands 2002; Rykena 2002; Sanchez-Guillen et al. 2014). The absence of this relationship in our dataset may be explained due to the statistical distribution of the data. The vast majority of F1 hybrids usually appeared fertile in lizards, allowing the existence of backcrosses with at least one parental species. The reliable records of hybridization among lizard species are scarce and we cannot exclude the existence of more genetically divergent species pairs, which are able to produce infertile hybrids but still have remained unexplored.

Hybridization experiments were carried out on two levels, firstly between sister but genetically divergent species, *E. macularius* and *E. angramainyu*, and secondly between two forms of the *E. macularius* complex species that are genetically less distinct. In both hybridizations, the species and the forms of *E. macularius* complex species differed in the body size, shape and in the colour. Our results (**Publication II.**) show that males of both species and forms are interested in both their conspecific and heterospecific females, and the females are willing to mate with them. However, both males and females start to be interested in a potential sexual partner earlier in their own species than in others. It is possible that they use not only olfactory signals but also others for this discrimination. For example, their sexual partner preferences may be affected by the body size. In some studies, it has been shown that females or even males may prefer larger individuals to smaller ones (Andersson & Iwasa 1996). This has not been proven in our study. The total time when interest in the second animal was shown was similar in both sexes when interacting with the conspecifics or the heterospecifics. For females, due to its higher investment in reproduction, a partner selection could be more important. If the female gecko is in the correct ovulation phase, the choice may not be solved (Kratochvíl & Frynta 2007). Another explanation may be that the females mate repeatedly with different males, and selection takes place inside the female, such as sperm competition or hidden female choice (Madsen et al., 1992, Olsson & Madsen 1998; Simmons 2005). In addition, the females keep sperm throughout the reproductive season (LaDage et al., 2008). The males of both species also did not differ even when tail vibrated during the courtship behaviour with the conspecific or the heterospecific female. The only difference was that male *E. angramainyu* biting his own female shorter than foreign. We think regarding the increased aggressiveness of *E. angramainyu* females during mating refusing leads the *E. angramainyu*

males with their own females to be more cautious. The lack of receptivity of these *E. angramainyu* females would also explain why *E. angramainyu* males were more biting (epigamic behaviour) the heterospecific females that they could be only more receptive to mating.

It turned out that, despite the relatively large genetic differences between these two species (22% of the HKY85 for 303 bp fragment of cyt b gene, Palupčíková et al., unpublished data) are the *E. macularius* females that crossed the *E. angramainyu* male capable laying of fertilized eggs. These eggs had only about half the hatchability than the species of *E. macularius*. The survival of these F1 hybrids was high and comparable to the both parental species. Although their size after hatching up corresponded to the juveniles of the smaller species (*E. macularius*), in adulthood they grew larger in size and the phenotype rather approached the larger species of *E. angramainyu* (**Publication III.**). This discrepancy would suggest that even though F1 hybrid genetically wears alleles for larger size inherited from the father is initially determined by the size of the mother, the smaller species *E. macularius*. The size of the egg is limited by the size of the female in lizards (the size of her abdominal cavity) (Kratochvíl & Frynta 2006; Kratochvíl & Kubička 2006). The bigger body size has not been reached due to faster growth rate but longer time devoted to the exponential growth. The F1 hybrids thus reached an adult size, when they are able to reproduce, faster than the *E. angramainyu* species (**Publication IV.**). Under certain conditions, this may mean a significant advantage for hybrids over the parent species (Pfenning 2007).

Most of these F1 hybrids are fertile, and the hybrid females are no worse in egg production. We found a significant difference in their hatchability. The incubation of hybrid eggs crossed with the parental species of *E. macularius* was successful compared to crossbreeding with the *E. angramainyu* males, where no single juvenile hatched up. This asymmetry in the success of the backcrossing was also observed in other taxa (Arnold et al. 1996; Rykena 2002; Bolnick et al. 2008; Devitt et al. 2011; Robbins et al. 2014). The F2 hybrids hatched up very poorly (hatchability only 6 %) and all four hatchlings had apparent deformities on the tail. Only one survived to the adulthood.

Our results on the hybrid fitness and fertility of the eyelid geckos, despite the genetic divergence of the parental species according to cytochrome b, only confirm our hypotheses about the possibility of a larger occurrence of successful hybridization in lizards than previously known (**Publications I**). This case of hybridization in fact lies on the imaginary first place

in Table 2 in **Publication I**. In addition, this finding is more interesting because it is the first record of hybridization between species with a temperature-dependent sex determination (TSD) in lizards. Our hypothesis that TSD species will be more easily hybridized due to the absence of sex chromosomes, however, requires a larger number of hybridizing species with both TSD and GSD (genetic sex determination) that will be comparatively divergent.

The results of the final experiment showed that the strategy of antipredator behaviour changes with age in the leopard gecko (*E. macularius*) (**Publication V**). At the early age, the juveniles do not run too much, and instead try to intimidate the predator by a vocalization and with a deeply open mouth. This behaviour gradually disappears with the age, and instead the leopard geckos begin to escape. Why small juveniles choose this intimidating strategy could explain their size and associated certain physiological constraints that impact on their performance abilities (Pough 1978; Huey & Hertz 1982; Nelson et al. 2006). An alternative explanation for the change of the antipredator strategy is the change of colour from the contrasting juvenile pattern to the spotted pattern of adult gecko, which can be cryptic on a stony substrate (Marcellini 1977, Ruxton et al., 2004). There is a relatively large variability of coloration and habitat in *E. macularius* (Seufer et al., 2005), it can be assumed that this variability could be related to the selection pressure for a suitable cryptic coloration for a particular locality. We also need to take a different predator pressure on the juveniles and the adults, as the young has a wider range of potential predators than a larger adult (Head et al., 2002). This creates a stronger selection on a suitably chosen antipredator strategy. It appears that young lizards are more likely to risk than adults (Daniels 1984; Hawlena et al. 2006; Samia et al. 2016).

Conclusions

- Lizards hybridize among very distant species similar to the fish and frogs and are even "more successful" (i.e. hybridize genetically distant parental species) than birds, turtles, crocodiles, snakes and mammals.
- The number of reliable literature records of hybridization and the information about the fitness of hybrids in lizards is surprisingly small, especially when compared with the other vertebrates. The hybridization events are distributed across lizard phylogeny.
- The absence of a significant relationship between the genetic distance of the parental species and the sterility or unviability of hybrid in lizards was surprising. The F1 hybrids

are typically at least partially fertile in lizards and the genetic introgression between most divergent species is possible.

- We found that there are no sufficient precopulatory barriers to prevent crossbreeding between *E. angramainyu* and *E. macularius* or between the "dark" and "yellow" form of *E. macularius* complex species.
- Interspecific hybridization between the *E. angramainyu* and *E. macularius* is the first record of crossing the species with temperature-dependent sex determination (TSD) in lizards and belongs to the hybridization between genetically most distant species in lizard compared with the available literature.
- Analyses of morphometric, coloration traits and growth parameters confirmed phenotypic distinctness of both parental species of *E. angramainyu* and *E. macularius*, as well as their F1 hybrids.
- We demonstrated that F1 hybrids were viable and fertile, and the introgression (gene flow) of *E. angramainyu* genes into the *E. macularius* genome could be enabled via backcrossing. The examined hybrids (except those of the F2 generation) displayed neither malformations nor a reduced survival and growth dynamics.
- The lizards can be expected to hybridize more frequently and even between more genetically distinct species than what has been known.
- The leopard geckos exhibit clear ontogenetic change of defensive strategies, from threat–vocalization–bite strategy prevailing in juveniles to an escape strategy typical for adults. This behavioural change is accompanied by the ontogenetic switch of coloration from presumably warning contrasting light–dark banded pattern of juveniles to a cryptic spotted coloration of the adults.

Použitá literatura/References

Abbott, R., Albach, D., Ansell, S., Arntzen, J. W., Baird, S. J. E., Bierne, N., Boughman, J. W., Brelsford, A., Buerkle, C. A., Buggs, R., Butlin, R. K., Dieckmann, U., Eroukhmanoff, F., Grill, A., Cahan, S. H., Hermansen, J. S., Hewitt, G., Hudson, A. G., Jiggins, C., Jones, J., Keller, B., Marczewski, T., Mallet, J., Martinez-Rodriguez, P., Most, M., Mullen, S., Nichols, R., Nolte, A. W., Parisod, C., Pfennig, K., Rice, A. M., Ritchie, M. G., Seifert, B., Smadja, C. M., Stelkens, R., Szymura, J. M., Vainola, R., Wolf, J. B. W.

- & Zinner, D. 2013: Hybridization and speciation. *Journal of Evolutionary Biology* **26**, 229-246.
- Anderson, S. C. 1999: The lizards of Iran. Society for the Study of Amphibians and Reptiles, Cornell University, Department of Neurobiology and Behavior.
- Andersson, M. & Iwasa, Y. 1996: Sexual selection. *Trends in Ecology & Evolution* **11**, 53-58.
- Arnold, S. J., Verrell, P. A. & Tilley, S. G. 1996: The evolution of asymmetry in sexual isolation: A model and a test case. *Evolution* **50**, 1024-1033.
- Benard, M. F. 2004: Predator-induced phenotypic plasticity in organisms with complex life histories. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* **35**, 651-673.
- Bolnick, D. I. & Near, T. J. 2005: Tempo of hybrid inviability in centrarchid fishes (Teleostei: Centrarchidae). *Evolution* **59**, 1754-1767.
- Bolnick, D. I., Turelli, M., Lopez-Fernandez, H., Wainwright, P. C. & Near, T. J. 2008: Accelerated mitochondrial evolution and "Darwin's corollary": Asymmetric viability of reciprocal F1 hybrids in centrarchid fishes. *Genetics* **178**, 1037-1048.
- Coyne, J. A. & Orr, H. A. 2004: Speciation. Sinauer Associates, Sunderland.
- Dangles, O., Pierre, D., Christides, J. P. & Casas, J. 2007: Escape performance decreases during ontogeny in wild crickets. *Journal of Experimental Biology* **210**, 3165-3170.
- Daniels, C. B. 1984: The importance of caudal lipid in the gecko *Phyllodactylus marmoratus*. *Herpetologica* **40**, 337-344.
- Darwin, C. 1859: On the Origin of Species by means of Natural Selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life. John Murray, London.
- Das, I. 1997: Resolution of the systematic status of *Eublepharis macularius fuscus* Borner, 1981 (Eublepharidae: Sauria: Squamata). *Hamadryad* **22**, 13-20.
- Davies, N., Krebs, J. & West, S. 2012: An introduction to behavioral ecology. John Wiley & Sons.
- Devitt, T. J., Baird, S. J. E. & Moritz, C. 2011: Asymmetric reproductive isolation between terminal forms of the salamander ring species *Ensatina eschscholtzii* revealed by fine-scale genetic analysis of a hybrid zone. *Bmc Evolutionary Biology* **11**.
- Dobzhansky, T. 1936: Studies on hybrid sterility. II. localization of sterility factors in *Drosophila pseudoobscura* hybrids. *Genetics* **21**, 113-135.
- Edmands, S. 2002: Does parental divergence predict reproductive compatibility? *Trends in Ecology & Evolution* **17**, 520-527.

- Eskew, E. A., Willson, J. D. & Winne, C. T. 2009: Ambush site selection and ontogenetic shifts in foraging strategy in a semi-aquatic pit viper, the Eastern cottonmouth. *Journal of Zoology* **277**, 179-186.
- Fitzpatrick, B. M. 2004: Rates of evolution of hybrid inviability in birds and mammals. *Evolution* **58**, 1865-1870.
- Fresnillo, B., Belliure, J. & Cuervo, J. J. 2016: Ontogenetic shifts in risk behaviours are related to body size and coloration in spiny-footed lizards. *Animal Behaviour* **119**, 165-172.
- Garland, T. 1985: Ontogenetic and individual variation in size, shape and speed in the Australian agamid lizard *Amphibolurus nuchalis*. *Journal of Zoology* **207**, 425-439.
- Genovart, M. 2009: Natural hybridization and conservation. *Biodiversity and Conservation* **18**, 1435-1439.
- Grant, P. R. & Grant, B. R. 1992: Hybridization of bird species. *Science* **256**, 193-197.
- Göçmen, B., Tosunoglu, M. & Ayaz, D. 2002: Leopard Keleri, *Eublepharis angramainyu* (Reptilia: Sauria: Eublepharidae) nun Anadolu'dan İlk Kaydı. *Herpetological Journal* **12**, 1-4.
- Hawlena, D., Bochnik, R., Abramsky, Z. & Bouskila, A. 2006: Blue tail and striped body: why do lizards change their infant costume when growing up? *Behavioral Ecology* **17**, 889-896.
- Head, M. L., Keogh, J. S. & Doughty, P. 2002: Experimental evidence of an age-specific shift in chemical detection of predators in a lizard. *Journal of Chemical Ecology* **28**, 541-554.
- Herrel, A., Joachim, R., Vanhooydonck, B. & Irschick, D. J. 2006: Ecological consequences of ontogenetic changes in head shape and bite performance in the Jamaican lizard *Anolis lineatopus*. *Biological Journal of the Linnean Society* **89**, 443-454.
- Hoskin, C. J., Higgie, M., McDonald, K. R. & Moritz, C. 2005: Reinforcement drives rapid allopatric speciation. *Nature* **437**, 1353-1356.
- Huey, R. B. & Hertz, P. E. 1982: Effects of body size and slope on sprint speed of a lizard (*Stellio (Agama) stellio*). *Journal of Experimental Biology* **97**, 401-409.
- Irschick, D. J. 2000: Effects of behaviour and ontogeny on the locomotor performance of a West Indian lizard, *Anolis lineatopus*. *Functional Ecology* **14**, 438-444.
- Karl, S. A., Bowen, B. W. & Avise, J. C. 1995: Hybridization among the ancient mariners: Characterization of marine turtle hybrids with molecular genetic assays. *Journal of Heredity* **86**, 262-268.

- Keren-Rotem, T., Bouskila, A. & Geffen, E. 2006: Ontogenetic habitat shift and risk of cannibalism in the common chameleon (*Chamaeleo chamaeleon*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* **59**, 723-731.
- Khan, M. S. 1999: Herpetology of habitat types of Pakistan. *Journal of Zoology* **31**, 275-289.
- Kratochvíl, L. & Frynta, D. 2006: Body-size effect on egg size in eublepharid geckos (Squamata: Eublepharidae), lizards with invariant clutch size: negative allometry for egg size in ectotherms is not universal. *Biological Journal of the Linnean Society* **88**, 527-532.
- . 2007: Phylogenetic analysis of sexual dimorphism in eye-lid geckos (Eublepharidae): the effects of male combat, courtship behavior, egg size, and body size. In: *Sex, Size and Gender Roles. Evolutionary Studies of Sexual Size Dimorphism*. (Fairbairn, D. J., Blanckenhorn, W. U. & Székely, T., eds). Oxford University Press, Oxford. pp. 154-164.
- Kratochvíl, L. & Kubička, L. 2006: Why reduce clutch size to one or two eggs? Reproductive allometries reveal different evolutionary causes of invariant clutch size in lizards. *Functional Ecology* **21**, 171-177.
- LaDage, L. D., Gutzke, W. H. N., Simmons, R. A. & Ferkin, M. H. 2008: Multiple mating increases fecundity, fertility and relative clutch mass in the female leopard gecko (*Eublepharis macularius*). *Ethology* **114**, 512-520.
- Law, B. S. 1991: Ontogenic habitat shift in the eastern Australian water skink (*Eulamprus quoyii*). *Copeia*, 1117-1120.
- Lind, A. J. & Welsh, H. H. 1994: Ontogenic changes in foraging behavior and habitat use by the Oregon garter snake, *Thamnophis atratus hydrophilus*. *Animal Behaviour* **48**, 1261-1273.
- Lind, J. & Cresswell, W. 2005: Determining the fitness consequences of antipredation behavior. *Behavioral Ecology* **16**, 945-956.
- Madsen, T., Shine, R., Loman, J. & Hakansson, T. 1992: Why do female adders copulate so frequently? *Nature* **355**, 440-441.
- Mallet, J. 2007: Hybrid speciation. *Nature* **446**, 279-283.
- Marcellini, D. 1977: Acoustic and visual-display behavior of gekkonid lizards. *American Zoologist* **17**, 251-260.
- Marcellini, D. L. & Jenssen, T. A. 1991: Avoidance learning by the curly-tailed lizard, *Leiocephalus schreibersi*: implications for antipredator behavior. *Journal of Herpetology* **25**, 238-241.

- McCarthy, E. M. 2006: Handbook of avian hybrids of the world. Oxford University Press, Oxford.
- Medill, S. A., Renard, A. & Lariviere, S. 2011: Ontogeny of antipredator behaviour in striped skunks (*Mephitis mephitis*). *Ethology Ecology & Evolution* **23**, 41-48.
- Minton, S. A. 1966: A contribution to the herpetology of West Pakistan. *Bulletin of the American Museum of Natural History* **134**, 27-184.
- Mirza, Z. A., Sanap, R. V., Raju, D., Gawai, A. & Ghadekar, P. 2014: A new species of lizard of the genus *Eublepharis* (Squamata: Eublepharidae) from India. *Phyllomedusa* **13**, 75-90.
- Muller, H. J. 1942: Isolating mechanisms, evolution and temperature. *Biol. Symp.* **6**, 71-125.
- Nelson, N. J., Thompson, M. B., Pledger, S., Keall, S. N. & Daugherty, C. H. 2006: Performance of juvenile tuatara depends on age, clutch, and incubation regime. *Journal of Herpetology* **40**, 399-403.
- Olsson, M. & Madsen, T. 1998: Sexual selection and sperm competition in reptiles. In: *Sperm competition and sexual selection*. pp. 503-577.
- Orr, H. A. & Presgraves, D. C. 2000: Speciation by postzygotic isolation: forces, genes and molecules. *Bioessays* **22**, 1085-1094.
- Orr, H. A. & Turelli, M. 2001: The evolution of postzygotic isolation: Accumulating Dobzhansky-Muller incompatibilities. *Evolution* **55**, 1085-1094.
- Pough, F. H. 1976: Multiple cryptic effects of crossbanded and ringed patterns of snakes. *Copeia*, 834-836.
- . 1978: Ontogenetic changes in endurance in water snakes (*Natrix sipedon*): physiological correlates and ecological consequences. *Copeia*, 69-75.
- Prager, E. & Wilson, A. 1975: Slow evolutionary loss of the potential for interspecific hybridization in birds: A manifestation of slow regulatory evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **72**, 200-204.
- Robbins, T. R., Walker, L. E., Gorospe, K. D., Karl, S. A., Schrey, A. W., McCoy, E. D. & Mushinsky, H. R. 2014: Rise and fall of a hybrid zone: Implications for the roles of aggression, mate choice, and secondary succession. *Journal of Heredity* **105**, 226-236.
- Ruxton, G. D., Sherratt, T. N. & Speed, M. P. 2004: *Avoiding attack. The Evolutionary Ecology of Crypsis, Warning Signals and Mimicry*. Oxford University Press, Oxford.
- Rykena, S. 2002: Experimental hybridization in Green Lizards (*Lacerta s.str.*), a tool to study species boundaries. *Mertensiella* **13**, 78-88.

- Samia, D. S. M., Blumstein, D. T., Stankowich, T. & Cooper, W. E. 2016: Fifty years of chasing lizards: new insights advance optimal escape theory. *Biological Reviews* **91**, 349-366.
- Sanchez-Guillen, R. A., Cordoba-Aguilar, A., Cordero-Rivera, A. & Wellenreuther, M. 2014: Genetic divergence predicts reproductive isolation in damselflies. *Journal of Evolutionary Biology* **27**, 76-87.
- Seehausen, O. 2004: Hybridization and adaptive radiation. *Trends in Ecology & Evolution* **19**, 198-207.
- Servedio, M. R. 2001: Beyond reinforcement: The evolution of premating isolation by direct selection on preferences and postmating, prezygotic incompatibilities. *Evolution* **55**, 1909-1920.
- Seufer, H., Kaverkin, Y., Kirschner, A., Boone, J., Ernst, T. & Holfert, T. 2005: *The Eyelash Geckos: Care, Breeding and Natural History*. Kirschner & Seufer Verlag.
- Simmons, L. W. 2005: The evolution of polyandry: Sperm competition, sperm selection, and offspring viability. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* **36**, 125-146.
- 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**, 744-749.
- Van Buskirk, J. & Schmidt, B. R. 2000: Predator-induced phenotypic plasticity in larval newts: Trade-offs, selection, and variation in nature. *Ecology* **81**, 3009-3028.
- Wilson, A. C., Maxson, L. R. & Sarich, V. M. 1974: Two types of molecular evolution. Evidence from studies of interspecific hybridization. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **71**, 2843-2847.

Curriculum vitae

Místo a datum narození/Born: Trutnov, Česká republika, 8. únor 1984

Vzdělání/Education:

2008 - dosud: Ph.D. studium (obor zoologie), Katedra zoologie, Přírodovědecká fakulta, Univerzita Karlova v Praze / Ph.D. study (Zoology), Department of Zoology, Faculty of Science, Charles University in Prague

2006 - 2008: Mgr. (obor zoologie). Katedra zoologie, Přírodovědecká fakulta, Univerzita Karlova v Praze, Diplomová práce: Hybridizace a její vliv na fitness hybridů u gekončků rodu *Eublepharis* / MSc. Study (Zoology), Department of Zoology, Faculty of Science, Charles University in Prague, Master thesis: Hybridization among species of the genus *Eublepharis* and its influence on fitness of hybrids

2003 - 2006: Bc. (obor biologie odborná). Katedra zoologie, Přírodovědecká fakulta, Univerzita Karlova v Praze, Bakalářská práce: Hybridizace a adaptivní radiace u plazů / Bachelor study (Biology), Department of Zoology, Faculty of Science, Charles University in Prague, Bachelor thesis: Hybridization and reptile adaptive radiation

Pedagogická činnost/Teaching experience:

Od 2014/Since 2014: Jednotlivé přednášky: Chov exotických ptáků na Zemědělské fakultě Jihočeské Univerzity v Českých Budějovicích / Individual lectures about Breeding of Exotic Birds at the Faculty of Agriculture, the University of South Bohemia in České Budějovice

2008 – 2011: Účast na praktických kurzech z Etologických metod, Etologie a sociobiologie a Morfologie obratlovců na Přírodovědecké fakultě Univerzity Karlovy v Praze / Participation in courses of Ethological Methods, Ethology and Sociology and Vertebrate Morphology at the Faculty of Science, Charles University in Prague, Czech Republic

Odborná stáž/ Scientific internship:

2017 - Přírodovědecká fakulta Jihočeské Univerzity v Českých Budějovicích (využití fyziologických metod ve výzkumu gekončků u Doc. RNDr. Františka Sedláčka, PhD. / Faculty of Science, the University of South Bohemia in České Budějovice (the use of physiological methods in eyelid geckos research by Doc. RNDr. Františka Sedláčka, PhD.)

Mezinárodní zkušenosti/International experience:

2010 – tři týdny v Arménii u profesora Eduarda Yavrouyana / three weeks in Armenia by Professor Eduard Yavrouyana

2010 a 2008 – expedice do Indonésie na ostrovy Roti, Timor, Flores, Halmahera, Ternate, Sulawesi, Bali a Jáva / expeditions in Indonesia

Seznam publikací / Selected publications

Jančúchová-Lásková, J., Landová, E. & Frynta, D. (2015) Are genetically distinct lizard species able to hybridize? A review. *Current Zoology* 61: 155-180. (IF 2.181)

Jančúchová-Lásková, J., Landová, E. & Frynta, D. (2015) Experimental crossing of two distinct species of leopard geckos, *Eublepharis angramainyu* and *E. macularius*: viability, fertility and phenotypic variation of the hybrids. *Plos One* 10. (IF 2.806)

Suchomelová, P., **Jančúchová-Lásková, J.**, Landová, E. & Frynta, D. (2015) Experimental assessment of social interactions in two species of the genus *Teratoscincus* (Gekkota). *Behavioural Processes* 120:14-24. (IF 1.746)

Landová, E., **Jančúchová-Lásková, J.**, Musilová, V., Kadochová, S. & Frynta, D. (2013) Ontogenetic switch between alternative antipredatory strategies in the leopard gecko (*Eublepharis macularius*): defensive threat versus escape. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 67: 1113-1122. (IF 2.185)

Protiva, T., Gunalen, D., Bauerová, A., Palupčíková, K., Somerová, B., Frýdlová, P., **Jančúchová-Lásková, J.**, Šimková, O., Frynta, D. & Reháček, I. (2016) Shell shape and genetic variability of Southeast Asian Box Turtles (*Cuora amboinensis*) from Borneo and Sumatra. *Vertebrate Zoology* 66: 387-396. (IF 1.059)

Vybrané konferenční příspěvky/ Selected conference presentations

Přednášky/Oral presentation

Landová E., **Lásková J.** & Frynta D. (2009): Kam až lze zajít II aneb Jak je to s hybridizací *Eublepharis macularius* a *Eublepharis angramaninyu* – škodí, či prospívá? Podzimní setkání herpetologů a teraristů, Teraristická společnost Praha, 21. března 2009, Národní muzeum v Praze.

Jančúchová-Lásková J., Landová E., Frynta D. (2016): Životaschopnost, plodnost a fenotypová variabilita hybridů mezi dvěma druhy gekončků, *Eublepharis angramainyu* a *E. macularius*. Zoologické dny, 11-12. února 2016, České Budějovice.

Jančúchová Lásková J., Landová E., Frynta D. (2015): Kam až lze zajít? Hybridizace u ještěřů. Zoologické dny, 12-13. února 2015, Brno.

Suchomelová P., **Jančúchová Lásková J.**, Landová E. & Frynta D. (2009): Existuje u gekončíka nočního *Eublepharis macularius* obecná nebo specifická představa hadího predátora? 37. etologická konference, 15. - 17. listopadu 2010, Smolenice, Slovensko.

Poster

Jančúchová Lásková J., Landová E. & Frynta D. (2015): Epigamní chování a jeho role při hybridizaci u dvou druhů gekončků, *Eublepharis angramainyu* a *E. macularius*. 42. etologická konference, 4. - 7. listopadu 2015, České Budějovice.

Landová E., **Jančúchová Lásková J.**, Musilová V., Kadochová Š. & Frynta D. (2012): Ontogenetic switch between alternative antipredatory strategies in the leopard gecko: defensive threat versus escape? In A. Garcia-Montero, P. Malkemper, S. Begall, & M.-T. Bappert (Eds.), Proceedings of the ECBB VI European Conference on Behavioural Biology 2012.

Suchomelová P., **Lásková J.**, Frynta D. & Landová E. (2009): Tolerují teritoriální gekoni druhu *Teratoscincus scincus* vlastní mláďata? 36. etologická konference, 11. - 14. listopadu 2009, Kostelec nad Černými lesy.