

UNIVERZITA KARLOVA

Přírodovědecká fakulta

Katedra zoologie

Zaměření ekologie a etologie

Magisterská diplomová práce

**Efekt inkubační teploty na chování u gekona
Coleonyx elegans (Squamata: Eublepharidae)
test aktivity, potravního chování a neofobie**

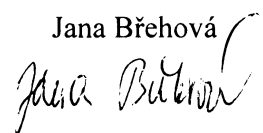
Jana Břehová

Vedoucí práce: Mgr. Lukáš Kratochvíl, Ph.D.

Praha, září 2007

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

Jana Břehová

A handwritten signature in black ink, written in a cursive style, that reads "Jana Břehová". The signature is positioned below the printed name.

PODĚKOVÁNÍ

Ráda bych na tomto místě poděkovala svému školiteli Mgr. Lukáši Kratochvílovi, Ph.D. za zadané téma, přívaly článků a mnoho trpělivosti při konzultacích.

Neméně chci poděkovat celému „Geckoteamu“ jmenovitě J. Červenkovi, H. Jirků, L. Kubičkovi, M. Pokorné, Z. Starostové, M. Trníkovi a H. Váchové, kteří se stali nedílnou součástí mého nejen profesního života.

Děkuji také Mgr. Evě Landové, Ph.D. za pomoc při počáteční práci s programem Observer. Za trpělivost a spolupráci chci poděkovat i mým svěřencům, kteří mi zpřijemnilí dlouhé noční hodiny natáčení a dlouhé denní hodiny vyhodnocování, a díky kterým jsem získala data pro napsání této práce.

V neposlední řadě bych chtěla poděkovat své nejbližší rodině, která mě ve chvílích nejtěžších pokaždé podpořila.

OBSAH

1. Úvod	6
2. Literární přehled	7
2.1 Evoluce chování	7
2.2 Personalita a behaviorální syndrom	7
2.3 Strategie pro studii behaviorálních syndromů	8
2.4 Interpretace os behaviorálních korelací	9
2.5 Faktory ovlivňující behaviorální syndrom	11
2.6 Čeleď Eublepharidae	15
2.7 Rod <i>Coleonyx</i>	16
3. Materiál a metodika	18
3.1 Odhad kondice	19
3.2 Test aktivity v neznámém prostředí	20
3.3 Test potravního chování	22
3.4 Test neofobie	24
4. Výsledky	26
4.1 Aktivita v neznámém prostředí	26
4.1.1 Test opakovatelnosti	26
4.1.2 Analýza parciálních prvků chování	27
4.1.3 Podrobná analýza chování během aktivity v neznámém prostředí	30
4.2 Potravní chování	34
4.2.1 Test opakovatelnosti	34
4.2.2 Analýza parciálních prvků chování	35
4.2.3 Podrobná analýza potravního chování	40
4.3 Neofobie	44
4.3.1 Analýza parciálních prvků chování	44
4.3.2 Podrobná analýza chování během neofobie	47
4.4 Odhad kondice a velikost zvířat	52

5. Diskuze	54
5.1 Výběr zvířat	54
5.2 Design testů	55
5.3 Celková analýza chování	56
5.3.1 Aktivita v neznámém prostředí	56
5.3.2 Potravní chování	58
5.3.3 Neofobie	60
5.4 Závěrečné hypotézy	61
6. Shrnutí	64
7. Literatura	65
8. Přílohy – CD	72

1. ÚVOD

Čeď Eublepharidae (= gekončíkovití) a především druh *Eublepharis macularius* Blyth, 1854 se jakožto nejprostudovanější zástupce celé skupiny těší stálému zájmu z řad vědců nejrůznějšího zaměření. Tento druh má teplotně určené pohlaví (= TSD), postrádá pohlavní chromozómy a pohlaví je určeno environmentálními podmínkami. V dřívějších letech bylo publikováno mnoho prací právě o vlivu inkubační teploty na určení pohlaví, fenotyp a chování (Crews *et al.* 1994) nebo na hormonální regulaci reprodukce (např. Gutzke & Crews 1988 ex Coomber *et al.* 1997) u tohoto druhu. Několik recentních prací se zabývalo evoluční ekologií a pohlavním dimorfismem celé čeledi Eublepharidae (Kratochvíl & Frynta 2002, 2003) a byly doplněny poznatky o fylogenezi a evoluci velikosti těla a buněk (Starostová 2004; Starostová *et al.* 2005).

V diplomové práci se budu zabývat vlivem inkubační teploty na chování u druhu *Coleonyx elegans* Gray, 1854, který je relativně příbuzný druhu *Eublepharis macularius*. Tento druh má rozlišené pohlavní chromozómy (Pokorná 2007) a pohlaví je u něj určeno genotypicky (= GSD). Cílem práce bude zjištění, zda je behaviorální fenotyp dospělých gekončků ovlivněn podmínkami inkubace v ontogenezi a tedy má-li inkubační teplota organizační účinky na behaviorální fenotyp. Analýzou parciálních prvků chování a doplňující analýzou hlavních komponent chování se pokusím detailně popsat chování během každého testu. K tomu je zapotřebí dostatečný počet zdravých, dospělých zvířat inkubovaných v jedné ze tří teplot: 26, 28 nebo 30 °C a vytvoření opakovatelných testů, které pak mohou být použity nejen pro vnitrodruhovou srovnávací studii u druhu *Coleonyx elegans*, které se věnuji ve své práci, ale také pro mezidruhové srovnávací studie personalit v rámci celé skupiny Eublepharidae. Pro svou práci jsem si vybrala test aktivity v neznámém prostředí, test potravního chování ve známém prostředí a test neofobie – reakce na neznámý pach.

2. LITERÁRNÍ PŘEHLED

2.1 EVOLUCE CHOVÁNÍ

Jelikož je prostředí více či méně heterogenní v čase i prostoru, u mnohých druhů se vyvinuly mechanismy, které do jisté míry umožnily přizpůsobení fenotypu jedinců aktuálním podmínkám prostředí. Fenotypová plasticita se může projevit do určité míry v morfologii, fyziologii a chování. Mnohé ze změn jsou reverzibilní a mohou přetrvat jen u jedinců, u kterých se indukovaly a neprojeví se v další generaci. Pokud faktory vyvolávající změny ve fenotypu přetrvávají déle, může v průběhu evoluce dojít ke vzniku přizpůsobení, které umožňují modifikace fenotypu předávat z generace na generaci (Agrawal 1999).

Uvádí se, že nejjednoduššími změnami, které mohou být v podstatě okamžité, vratné a nestojí jedince mnoho energie, protože je nemusí doprovázet morfologické modifikace, jsou právě změny chování. Tyto změny jsou ale kontrolovány „*trade-offs*“ mezi chováním, které v určitém aspektu zvýhodňují svého nositele a v aspektu jiném ho znevýhodňují (například Wolf 2007; Stamps 2007). U některých živočichů mohou být rozdílné taktiky ovlivněny učením.

Otázkou je, do jaké míry je evoluce jednotlivých konkrétních vlastností určována selekcí a do jaké míry je určena evolučním omezením.

2.2 PERSONALITA A BEHAVIORÁLNÍ SYNDROM

V posledních letech se začínají čím dál tím více objevovat studie zabývající se personalitami (Pervin & John 1999). Tento termín je užíván pro lidské studie a týká se rozdílů v chování mezi jedinci v různých situacích a kontextech. Tyto rozdíly se zpravidla projevují konzistentně v různých situacích, někteří jedinci jsou ve všech kontextech obecně více bojácní, jiní více odvážní a aktivní.

Pro studie týkající se zvířat byly zavedeny pojmy behaviorální syndrom (Sih *et al.* 2004 a, b), temperament (Boissy 1995), „*coping styles*“ (= strategie zvládnutí situace) (Koolhaas *et al.* 2001) nebo dráhy v chování (Gosling 2001). Jako příklad studií svědčících o propojení chování v různých kontextech Cresswell *et al.* (2003) uvádí, že jedinci pěnkavy *Fringilla coelebs*, kteří jsou úspěšní při exploraci a lovu, jsou také úspěšní při odhalování predátorů. Tyto obdoby personality byly dříve studovány u některých primátů, domestikovaných zvířat a laboratorních hlodavců (Koolhaas *et al.* 1999 ex Gosling 2001) a to především z hlediska genetiky a neuroendokrinologie se zaměřením na rozpoznání

behaviorálních typů. V dnešní době se objevují studie týkající se behaviorálních syndromů některých savců, ptáků, ještěřů, obojživelníků, ryb a měkkýšů (Gosling 2001) zaměřující se především na evoluci a ekologii.

2.3 STRATEGIE PRO STUDII BEHAVIORÁLNÍCH SYNDROMŮ

Behaviorální syndrom může zahrnovat behaviorální tendence v různých kontextech jako jsou například lov, antipredační projevy, páření, kompetice o zdroje, rodičovská péče a disperse. Bell (2007) shrnul čtyři aktuálně používané přístupy, podle kterých je možné na behaviorální syndromy nahlížet a studovat je.

1) Behaviorální syndrom může vysvětlovat „pochybné“ chování („*puzzling behaviour*“), které se týká záhadného chování některých bezobratlých živočichů. Například prekopulační sexuální kanibalismus u některých druhů pavouků může být pro samici, která samce před kopulací zkonsumuje, značně nákladný. Samice pak může naklásť neoplozená vajíčka. Jde o průnik agresivity z kontextů, kde je větší agresivita výhodná, do kontextů jiných, kde se dostává do konfliktu právě například s reprodukcí (Arnqvist & Henriksson 1997; Johnson & Sih 2005). Dané chování je výhodné pouze v určitém kontextu a v jiném má značné náklady. Samice, u kterých byla tendence k sexuálnímu kanibalismu větší, byly také v nedospělosti agresivnější ke kořisti a více lovily, to mělo za následek rychlejší růst a zvýšení plodnosti. Proto převáží výhoda zvýšeného stupně nenasytnosti v nedospělosti nad náklady z nadměrné agresivity v dospělosti. Přesun agresivity mezi kontexty tak může vést až k suboptimálnímu či maladaptivnímu chování (Sih *et al.* 2003).

2) Koncept personality může sloužit k odhalení vztahů mezi chováním, které je součástí behaviorálního syndromu mezi různými taxony. Takové chování je interpretováno jako „kandidátní“. Nalezení podobných behaviorálních korelací u různých taxonů pak může sloužit ke spekulacím o společném fundamentálním proximálním mechanismu podmiňujícím behaviorální korelace napříč taxony. Na ose „proaktivita – reaktivita“ (například Koolhaas *et al.* 2001), v agresivitě (Riechert & Hedrick 1993), exploraci (Verbeek *et al.* 1994) a neofobii (Cavigelli & McClintock 2003) byly zdokumentovány rozdíly mezi jedinci u různých živočichů. Jednotlivé chování může být a také často musí být měřeno u různých organismů různě. Proto je pak problematické identifikovat rozdílné projevy stejných behaviorálních tendencí. Pokud se měří určitý prvek chování různými způsoby, například odvaha jedinců v novém prostředí nebo odvaha při krmení

formy jedinců, například pravostranně asymetrické, pak by se ostatní ryby bránily především zleva a tím by byla ve výhodě forma druhá v tomto případě levostranně asymetrická. Vyšší frekvence jednoho znaku zvyšuje zdatnost nositelů jiného ne tolik frekventovaného znaku (Flegr 2005).

S těmito strategiemi studia behaviorálních korelací se můžeme v mnoha pracích setkat, jedná se pouze o doplňkové a stručně popsané přístupy, které se stále vyvíjejí.

2.4 INTERPRETACE OS BEHAVIORÁLNÍCH KORELACÍ

Zájem o jiné než modelové organismy vedl k prohloubení celého konceptu a recentnímu zvýšenému zájmu z řad vědců. Bylo zdokumentováno, že i v rámci jednoho druhu se jedinci mezi sebou konzistentně liší v aktivitě, reaktivitě, agresivitě a exploraci (Sih *et al.* 2004 a, b). V rámci personality bývá variabilita v behaviorálním fenotypu jedinců nejčastěji interpretována jako posun na ose „aktivita - neaktivita“.

Například některé larvy mloků druhu *Ambystoma barbouri* jsou v přítomnosti i nepřítomnosti predátora více aktivní (Sih *et al.* 2003) a někteří jedinci sýkor *Parus major* mají větší tendenci rychleji explorovat nové prostředí než jiní (Dingemanse *et al.* 2003), tito jedinci také bývají agresivnější a jako první začínají zápasit (agresita ovlivňuje dominanci) a většinou s pomalu explorujícími jedinci vítězí (Veerbeek 1996).

Tuto variabilita lze proto také interpretovat jako posun na ose „proaktivita - reaktivita“ nebo také jako posun na ose „odvážnost – plachost“. Proaktivní jedinci jsou agresivní i odvážní, aktivně prozkoumávají prostředí, nejsou příliš vnímavý k vnějším změnám – špatně se přizpůsobují a rychle si vytvářejí stálý vzorec chování. Reaktivní jedinci jsou velmi obezřetní k vnějším podnětům a změnám prostředí se přizpůsobují pomalu, ale účinně.

Tyto posuny na ose „proaktivita - reaktivita“ jsou interpretovány jako alternativní, koherentní adaptivní strategie. Proaktivní jedinci by měli být úspěšnější ve stálém, neměnicím se prostředí, odkud mohou vytlačovat reaktivní jedince. Některé studie dokumentují tuto osu u laboratorních hlodavců (Koolhaas *et al.* 2001; Benus *et al.* 1991) a některých domestikovaných zvířat (Hessing *et al.* 1994; Malmkvist & Hansen 2002).

U domestikovaných zvířat je také popsán syndrom „domestikace“, který vzniká záměrnou selekcí preferující určité fenotypy a při níž je redukována přírodní selekce (Huntingford 2004). Následkem domestikace je také snížena bázlivost (Schutz *et al.* 2001) a dochází k posunu na ose „odvážnost - plachost“.

Syndromem „agresivity“ se zabývají další studie, které jsou známy i v rámci bezobratlých živočichů, například u pavouků druhu *Agelenopsis aperta*. Někteří jedinci mohou být nezávisle na situaci konzistentně více agresivní než jiní (Riechert & Hedrick 1993). Například agresivnější jedinci by měli být ve výhodě v různých kompeticích, kdy je agresivita favorizovaná a méně agresivní jedinci by měli být úspěšnější v péči o potomstvo.

Na neznámé podněty nebo změny v prostředí mohou jedinci reagovat různým stupněm explorační nebo neofobie (reakce na neznámý podnět). Explorace může být výsledkem nějaké motivace (Murphy 1978), ať už hledání potravy nebo sexuálního partnera nebo může být spojená se strachem. Halliday (1966) interpretoval exploraci jako odpověď na nízkou hladinu strachu a neofobii jako odpověď na vysokou hladinu strachu.

Explorací a také neofobií se zabývala studie zaměřená na papoušky. Explorace a neofobie jsou na sobě nezávislé a závisí na ekologických přízpůsobeních daného druhu (Mettke-Hofmann *et al.* 2002).

U scinků *Eulamprus heatwolei* byly nalezeny rozdíly v exploraci a antipredačním chování v závislosti na teritoriální taktice jedinců (Stapley & Keogh 2004). Teritoriální samci trávili více času v úkrytu a méně loví než jedinci s „floater“ taktikou. Míra explorační by měla být ve vztahu k množství zkonsumované potravy. Při simulovaném útoku predátora měli teritoriální jedinci menší tendenci utíkat do úkrytu. Alternativní taktiky jako hájení teritoria nebo dominance a plíživá („sneaker“ nebo „floater“) taktika nebo podřízenost mohou být součástí některých rozsáhlejších behaviorálních tendencí například „útok versus útek“ nebo posun na ose „odvaha – bázlivost“.

Stapley & Keogh (2005) dále u druhu *E. heatwolei* zjistili variabilitu v behaviorálních korelacích, které mají vliv na páření a velikost potomků. Větší teritoriální samci měli více potomků než menší teritoriální samci a všichni „floater“ jedinci. „Floater“ samice měly těžší potomky než teritoriální samice a také těžší potomky s „floater“ samci než s teritoriálními.

Studií, které by se zabývaly interpretací os behaviorálních korelací u plazů není mnoho, proto jsou uvedeny převážně příklady jiných skupin živočichů. Existence behaviorálních syndromů svědčí o tom, že je lepší různé chování, jako například potravní, sexuální, teritoriální a antipredační, studovat dohromady, než-li jako nezávislé aktivity, protože všechny zmíněné osy a syndromy spolu do značné míry souvisí - aktivnější jedinci jsou často agresivnější, odvážnější, více explorační a loví.

2.5 FAKTORY OVLIVŇUJÍCÍ BEHAVIORÁLNÍ SYNDROM

Zatím není zcela jasný mechanismus, kterým rozdílné fenotypové varianty vznikají a proč přetrvávají (Stamps 1991, 2003). Na behaviorální syndrom působí mnoho faktorů a mechanismů. U některých ptáků a savců byla například nalezena souvislost mezi proaktivními a reaktivními jedinci a změnami v jejich hypotalamo – hypofyzárním systému, který hraje klíčovou roli v neurohumorálních regulacích a ovlivňuje mnoho vzorců chování (Veenema *et al.* 2003).

Behaviorální fenotyp jedince (behaviorální typ *sensu* Sih *et al.* 2004a) může odrážet jeho genotyp (van Oers *et al.* 2004). Například Drent & Van Noordwijk (1997) zjistili, že u sýkory koňadry (*Parus major*) může být explorační chování značně dědičné. Geny, které způsobují rozdílné strategie nejen v exploračním chování, ale také například v agresivitě a péči o potomstvo jsou v populaci zastoupené v různých letech podle úspěšnosti jedinců nesoucích dané geny. Různé strategie korelují s fitness jedinců - s přežíváním a s množstvím potomků (Dingemanse *et al.* 2004). Dochází též k asortativnímu párování mezi jedinci stejných strategií. Both *et al.* (2005) uvádí, že páry tvořené jedinci se „*slow*“ strategií (pomalu explorigují nové prostředí, jsou méně odvážní, ale lépe se přizpůsobují změnám vnějšího okolí) nebo páry tvořené jedinci s „*fast*“ strategií (rychle explorigují nové prostředí, jsou agresivnější, dominantnější, ale hůře se přizpůsobují vnějším změnám), mají potomky s nejlepší kondicí.

Jedním z mechanismů je epigenetická dědičnost, která umožňuje zdědit fenotypové přizpůsobení od svých rodičů. Na rozdíl od genetické dědičnosti jsou tyto mechanismy plastičtější a zahrnují všudypřítomné interakce genů a vnějšího prostředí. Epigenetické procesy mají zásadní význam nejen pro zvýšený evoluční potenciál druhu, ale také pro zvýšený vývinový potenciál jedince. Obojí se týká plasticity, která umožňuje i v rámci stejné genetické informace vytvářet různé fenotypy jedinců stejného druhu. S tím souvisí vznik a evoluční vývoj různých životních strategií („*life histories*“) každého jedince.

U plazů mohou být behaviorální tendence ovlivněny délkou těla („*SVL – snout–vent length*“) nebo kondicí jedinců, oba tyto faktory jsou u mnohých druhů korelované s věkem (Andrews 1982).

Důležitým faktorem, který ovlivňuje chování u ektotermních živočichů je teplota vnějšího prostředí. Například u druhu *Thamnophis sirtalis* má tělní teplota za následek útek jedinců před nebezpečím (vyšší tělní teplota) nebo kryptické zbarvení, přitisknutí se k zemi nebo hrozba otevřenou tlamou (nižší tělní teplota) (Shine *et al.* 2000). Vlivu tohoto faktoru je zabráněno právě v laboratorních podmínkách, kde mají všichni jedinci standardizovanou

teplotu. Dalším faktorem je pohlaví jedinců – samci tohoto druhu častěji utíkají (Shine *et al.* 2000).

Hormonální regulace je dalším důležitým faktorem, který hraje velkou roli ve vývoji různých fenotypů. Například steroidní hormony jsou klíčovými faktory kontrolujícími pohlavní rozdíly a vývoj typických vzorů chování a morfologie (Breedlove 1992; Becker *et al.* 1992) a jsou známy jejich vlivy na rozdíly uvnitř pohlaví (vom Saal 1983). Testosteron má důležité organizační a aktivační účinky na pohlavní rozdíly ve velikosti těla a agresivitě u mnohých obratlovců (Becker *et al.* 1992). Zvláště u ještěřů testosteron ovlivňuje expresi samčích typických vzorů zbarvení (Rand 1992) a agonistické, teritoriální a reprodukční chování (Moore 1987; Moore & Lindzey 1992). Právě s agonistickým chováním souvisí agresivita, která je často regulována cirkulujícími hladinami testosteronu. Kortikosteron zase hladiny cirkulujícího testosteronu redukuje a snižuje tím agresivitu u ještěřů (DeNardo & Licht 1993). U samic druhu *Uta stansburiana* zřejmě kortikosteron silně ovlivňuje jejich fitness (Comendant *et al.* 2003).

Organizační účinky steroidních hormonů mohou způsobit fixaci určité životní strategie během rané ontogeneze individua. Například u druhu *Urosaurus ornatus*, jehož samci mají dva trvalé barevné morfotypy a odlišné reprodukční taktiky, jsou tyto rozdíly uvnitř pohlaví organizovány brzkou činností hormonů. Na nich je závislé, zda dospělci mohou změnit svou taktiku nebo nikoliv (Hews *et al.* 1994).

Teritoriální a reprodukční chování a s tím i cirkulující hladiny androgenů jsou také ovlivněny sociálními zkušenostmi (Sakata *et al.* 2002). Samci chovaní společně se samicemi jsou více aktivní a mají zvýšenou koncentraci androgenů (Crews *et al.* 1997), ve srovnání s naivními samci žijícími v izolaci a to ve všech hormonálních podmínkách. S tím souvisí i značení z prekloakálních žláz, které je závislé na androgenech, a které signifikantně více prokazují samci chovaní se samicemi (Sakata *et al.* 2002).

U druhu *Eublepharis macularius* je samčí i samičí agresivita velkou měrou ovlivněna inkubační teplotou v embryogenezi. Inkubační teplota může mít zásadní vliv na metabolismus pohlavních steroidů nebo jejich receptorů v embryu a na vývin a růst v průběhu embryogeneze a tím může mít vývojový účinek na určení pohlaví a do určité míry změnu v morfologii, fenotypu a chování (Crews *et al.* 1994). Například Tousignant & Crews (1995) studovali rozdílný růst jedinců v závislosti na teplotě inkubace. Jedinci inkubovaní ve vyšší teplotě (32.5 °C) rostli rychleji než jedinci stejného pohlaví v teplotě nižší (30 °C). Samice z nízké teploty (26 °C) rostly pomaleji než ty z vysoké teploty (32.5 °C). Obě pohlaví u gekona druhu *Hemitherconyx caudicinctus* rostly rychleji, když byly

inkubování v teplotě 31 °C než jedinci z nižších či vyšších teplot inkubace (Heidemann & Viets 1995 ex Deeming 2004).

Studie vztahující se k plazům a týkající se dlouhodobých, patrně celoživotně přetrvávajících organizačních vlivů inkubační teploty na behaviorální fenotyp byly shrnuty Deemingem (2004). Tyto dlouhodobé vlivy teploty inkubace mohly hrát důležitou úlohu při vzniku a udržování teplotně určeného pohlaví (= TSD) (Charnov & Bull, 1977; Shine 1999). Druhy s TSD postrádají pohlavní chromozómy (Bull 1980; Crews *et al.* 1994) a teplota inkubace namísto pohlavních chromozómů u nich určuje vývoj určitého typu gonád (*ovaria* nebo *testes*) (Viets *et al.* 1994).

Podle Charnovovy - Bullovy hypotézy (CBH) byly předpokladem vzniku teplotně určeného pohlaví rozdíly ve fenotypu jedinců z různých inkubačních teplot. Jednotlivé pohlaví měly z vlastností daných rozdílnou teplotou inkubace různé výhody či nevýhody. Selektce proto postupně vedla ke zvýšení zastoupení pohlaví v potomstvu při těch inkubačních teplotách, které produkují pro toto pohlaví výhodné fenotypy. Již zmiňovaný druh *Eublepharis macularius* má teplotně určené pohlaví a vykazuje rozdíly v chování při různých konstantních teplotách. Fenotypová plasticita v chování u tohoto druhu bývá udávána jako dosud nejlepší podpora CBH (Sakata & Crews 2004). Konkrétně u tohoto druhu se při takzvané „samičí“ inkubační teplotě 26 °C líhnou samice. Teplota 30 °C produkuje převážně samice (≈ 30 % samců), 32,5 °C produkuje převážně samce (≈ 65 % samců) a teplota 34 °C znovu produkuje převážně samice (≈ 5 % samců) (Viets *et al.* 1993).

Teplota inkubace neurčuje jen pohlaví, ale i morfologii a sexuální a agonistické chování v dospělosti - samice ze „samčí teploty“ jsou maskulinizovanější ve svém chování i morfologii, konkrétně jsou agresivnější, mají širší hlavu, jsou méně receptivní a pro samce méně atraktivní než samice z teploty, kde se líhnou převážně samice (Flores *et al.* 1994).

Jiné práce popisují i další změny ovlivněné inkubační teplotou (inter- a intrasexuální variabilitu v růstu, morfologii adultů, rozdíly v agresivitě, teritoriálním chování a reprodukční fyziologii i chování (Crews *et al.* 1998; Sakata & Crews 2003, 2004; Viets *et al.* 1993). Samci ze „samčí“ teploty jsou v průměru více teritoriálnější a agresivnější než samci inkubovaní při „samičí teplotě“, ti častěji zaujímají submisivní postoj, jsou ale sexuálně aktivnější, vytrvalejší a aktivněji se dvoří samicím (Rhen & Crews 1999; Crews *et al.* 1998; Sakata & Crews 2004). Samci z teploty, při které se líhne většina samic, by pak mohli zaujímat alternativní pářící strategii – nehájit teritoria, ale aktivně vyhledávat samice

(Sakata & Crews 2004). Zdá se tedy, že gekoni *E. macularius* z různých teplot inkubace vykazují různé behaviorální typy.

Tyto práce však uvádějí vždy jen průměrné skóre jedinců z dané teploty pro dané testované sexuální či agonistické chování, nenalezneme v nich korelace mezi jednotlivými typy chování pro jednotlivé jedince. Chybí také data pro další okruhy chování (explorační, potravní, neofobie, antipredační apod.). Podpora Charnov - Bullova modelu u *E. macularius* není zasazena do fylogenetického kontextu, jedná se o pozorování u jediného druhu. Příbuzné druhy čeledi Eublepharidae buď sdílejí mód teplotně určeného pohlaví s druhem *E. macularius*, nebo mají pohlaví určeno genotypicky (= GSD) (Viets *et al.* 1994). Navíc vykazují značné mezidruhové rozdíly v míře agresivního, epigamního i antipredačního chování i v míře aktivity (Kratochvíl & Frynta 2002; vlastní pozorování). Tyto rozdíly však zpravidla nebyly testovány ve standardních situacích.

2.6 ČELEĎ EUBLEPHARIDAE

Pro zjištění vnitrodruhových fenotypových rozdílů navozených různou teplotou inkubace byl vybrán druh *Coleonyx elegans*. Tento druh se řadí do monofyletické čeledi gekončíkovitých (Eublepharidae, Boulenger 1885), která je sesterskou skupinou k čeledím (Diplodactylidae, Gekkonidae) infrařádu Gekkota a byla od ní oddělena na základě několika morfologických znaků (Kluge 1987).

Bylo popsáno šest rodů, do kterých je řazeno 27 druhů (Grismer 1988; Grismer *et al.* 1999, 2002). Výskyt této čeledi je ostrůvkovitý. V Asii nalezneme rody *Aeluroscalabotes* (Günther 1864), *Eublepharis* (Gray 1827) a *Goniurosaurus* (Mocquard 1897). Afriku jižně od Sahary obývají rody *Hemitheconyx* (Duméril 1851) a *Holodactylus* (Boettger 1883). Rod *Coleonyx* (Gray 1845) se vyskytuje v Americe od západu Spojených států amerických po Panamu.

Všichni příslušníci této čeledi, kromě jediného arboreálního druhu *Aeluroscalabotes felinus*, se vzájemně podobají svou ekologií (noční a terestričtí), způsobem lovu potravy, lokomocí a tvarem těla a to i přesto, že ve velikosti jejich těla jsou významné odchylky (Kratochvíl 1999; Kratochvíl & Frynta 2002).

Jak již bylo uvedeno, nejprostudovanějším druhem této čeledi je *Eublepharis macularius*. Fenotypová plasticita v chování daná působením inkubační teploty v rané ontogenezi je dobře prozkoumána pouze u tohoto druhu (Crews *et al.* 1994).

Chybí fylogenetické srovnání (ko-)evoluce různých typů chování u této skupiny ještěřů, které by mohlo objasnit nejen evoluci personalit, ale i vztah fenotypových rozdílů

v chování navozené různou inkubační teplotou a způsobu determinace pohlaví. Také chybí vnitrodruhové behaviorální studie na ostatních druzích, které by vrhly světlo na vztah mezi chováním a podmínkami během vývoje.

2.7 ROD *COLEONYX*

Pro tento rod je v dnešní době popsáno osm druhů. U některých z nich existují studie zabývající se například antipredačním a defenzivním chováním. Vlnění ocasem „*tail waving*“ je u druhu *C. variegatus* (Baird 1859) popisován jako projev antipredačního chování (Johnson *et al.* 1974). Parker & Pianka (1974) kromě antipredačního chování popsali i distribuci druhu a složení potravy. Popisem epigamního chování se zabýval Kratochvíl (1999) a další práce se zaměřily na ekologii u tohoto druhu (například Burke 1994).

U sympatrických druhů *C. brevis* (Stejneger 1893) a *C. reticulatus* (Davis & Dixon 1958) byla nalezena rozdílná strategie v antipredačním chování. Autotomie u *C. brevis* je častější a rychlá regenerace svědčí o funkci ocasu především k odvrácení pozornosti predátora, tento druh vykazuje pouze mezidruhovou agresivitu. Pro alternativní antipredační strategii u druhu *C. reticulatus* svědčí větší agresivita, chápavý ocas, který zřejmě zastává jinou než antipredační funkci a větší velikost jedinců, u tohoto druhu byla pozorována vnitrodruhová agresivita. Bylo u nich sledováno i potravní chování, které je podobné i u ostatních druhů tohoto rodu. Excitace při lovu je dobře pozorovatelná. Upřeně hledí na kořist, zaujímají vyšší postoj, pulzují hrdélkem a vlní ocasem. V průběhu lovu a konzumace kořisti využívají olfaktorické i vizuální smysly (Dial 1978).

C. elegans (Gray 1845) je insektivorní druh žijící v podmínkách vlhkého lesa, často se vyskytuje na okrajích lesů a v okolí lidských sídel (Kalberlah 1996). Při vyrušení jedinci vykazují vysoký postoj, nafukují hrdlo a vlní ocasem. U tohoto druhu je dobře zdokumentováno epigamní chování (Zelená 2005 – diplomová práce). Ale je málo známo o jeho životě a reprodukci v přírodě.

Pro objasnění efektu inkubační teploty na vnitrodruhové behaviorální korelace v aktivitě, potravním chování a neofobii byl tento druh vybrán, protože se v zajetí dobře rozmnožuje a je proto dobrým modelovým druhem pro behaviorální i jiné studie. Jedinci byli inkubováni v teplotách, při nichž dochází ke zdárnému vývoji, ale i k nemalé změně v době inkubace (vlastní data).

Dosavadní znalosti o efektu inkubační teploty na chování u tohoto druhu a u většiny zástupců čeledi Eublepharidae vyjma dobře prostudovaného *E. macularius* jsou velmi

slabé. Podle naší hypotézy může mít inkubační teplota organizační účinek na chování i u druhu s geneticky určeným pohlavím a může nevratně organizovat určité dráhy v chování, které se projeví i u adultů.

3. MATERIÁL A METODIKA

Na experimenty jsem použila gekončíky druhu *Coleonyx elegans*, kteří byli inkubováni při teplotě 26, 28 nebo 30 °C. Po vylíhnutí jsem jedince rozdělila po jednom do plastových krabiček o rozměrech 20 x 20 x 20 centimetrů s dostatkem menších otvorů pro dobrou cirkulaci vzduchu. Jako substrát byl použit lignocel, který byl pravidelně vlhčen, nechyběl ani úkryt v podobě kartonové krabičky. Miska s vodou byla obohacena vápníkem (Calcii carbonici - 1 tableta rozpuštěná v 1,5 l vody), který byl jednou za dva týdny nahrazen vitamíny A, D₃ a E (10 kapek Combinal A + D₃ a 10 kapek Combinal E na 1,5 litru vody). Krmení probíhalo jednou týdně, potravu tvořili cvrčci obalení v Roboranu H (vitamínový doplněk).

Po celou dobu dospívání i během pokusů byli jedinci chováni v místnosti se stálou a pravidelně kontrolovanou teplotou 25 – 27 °C, což odpovídá jejich preferované teplotě (Dial et Grismer 1992). Jedná se o sklepní místnost bez oken, proto je denní a noční režim automaticky přepínán pevně nastaveným časovačem (12 hodin světlo, 12 hodin tma). Jedinců, kteří dosáhli dospělosti a byli starší jednoho roku, bylo dohromady k dispozici 84 z toho 14 samců a 5 samic ze 30 °C, 17 samců a 23 samic z 28 °C a 16 samců a 9 samic z 26 °C.

Jelikož se jedná o druh s noční aktivitou, začínaly behaviorální pokusy až po zapnutí nočního režimu a trvaly 4 - 5 hodin. Noční osvětlení bylo zajištěno tmavou 25 W žárovkou pro noční pozorování plazů. Zpočátku bylo vše natáčeno průmyslovou černobílou kamerou citlivou na viditelné i infračervené světlo na videokazety. Po natočení a vyhodnocení prvních zkušebních experimentů, které sloužily pro naplánování designů jednotlivých pokusů, byla zakoupena digitální kamera s pevným diskem (JVC – GZ-MG50E). Nahrávky byly dále zkomprimovány (program CyberLink PowerDirector Express) a zálohovány na DVD (program CyberLink PowerProducer Gold) pro lepší uskladnění a menší náročnost při vyhodnocování. Pro další práci byl zapotřebí počítač s příslušnými programy a s DVD přehrávačem (program Power DVD).

Jednotlivé pokusy měly odlišnou metodiku, proto jsem se rozhodla pro třídění do tří okruhů, které se znovu spojí ve společné diskusi. V programu Statistica 6.0 byly provedeny analýzy parciálních prvků chování a analýzy hlavních komponent chování zvlášť pro každý test. Vstupní data byla získána programem Observer (3.0 version), kde byly jednotlivé prvky nadefinovány buď jako „trvající“, u kterých se získala celková doba, po

kterou daný prvek probíhal ($STATES = S$) nebo jako „počet událostí“, u kterých se získala frekvence daného prvku ($EVENTS = E$).

Data, která jsem použila na otestování opakovatelnosti testu aktivity v neznámé aréně a opakovatelnosti testu potravního chování (viz Přílohy 1 a 4).

Spojením určitých prvků v rámci každého testu byly vytvořeny tabulky použitelné pro statistické zpracování parciálních prvků chování každého testu – základní data z programu Observer (viz Přílohy 2, 5, 7).

Pro analýzu hlavních komponent chování ($PCA - Principal\ components\ analysis$) byly použity doby trvání, po které jedinci vykazovali daný prvek - základní data z programu Observer (viz Přílohy 3, 6, 8).

Kromě teploty inkubace jsem do analýz zahrnula i hmotnost, stáří a pohlaví jedinců, tyto faktory mohou významně ovlivňovat chování zvířat a proto zde musí být zahrnuty.

3.1 ODHAD KONDICE

Jelikož byli pokusní jedinci v ontogenezi vystaveni rozdílným teplotám inkubace, bylo potřeba zjistit, zda některá z teplot nemá vliv na jejich kondici. Rozdíly v kondici zvířat by totiž mohly ovlivnit jejich chování.

Pro odhad kondice byli všichni tito jedinci zvázeni na váze OHAUS (s přesností na 0,1 g) a posuvným měřítkem jim byla změřena délka těla od konce hlavy ke konci kloakální štěrbiny (SVL). Při tomto měření byli jedinci přitisknuti břišní stranou těla ke stěně průhledné plastové krabičky a zesponováni, aby se zamezilo zkreslení měření zakřivením těla zvířete (Kratochvíl 1999; Kratochvíl & Frynta 2002). Jako index kondice byly použity reziduály z lineární regrese třetí odmocniny hmotnosti v závislosti na délce těla (viz Příloha 9).

3.2 TEST AKTIVITY V NEZNÁMÉM PROSTŘEDÍ

Test pohybové aktivity a explorace byl proveden v neprůhledné aréně o rozměrech dna 60 x 90 centimetrů. Aréna byla umístěna v rohu pokusné místnosti, shora osvětlena noční žárovkou a zespodu opatřena regulovaným topným tělesem pro zajištění konstantní teploty. Dno arény bylo pokryto bílým papírem s viditelně narýsovanými čtverci 10 x 10 centimetrů. Spočtením čtverců při vyhodnocení pokusu se získala délka dráhy, která byla za daný čas uběhnuta. Papír byl vyměněn po každém jedinci a pro odstranění pachů byla aréna vytřena lihem a pečlivě vyvětrána.

Poslední krmení zvířat proběhlo 2 dny před pokusem. Půl hodiny před vlastním pokusem byli jedinci uzavřeni v kartonových krabíčkách, které jim sloužily jako úkryty. Tím bylo zabráněno fyzickému kontaktu při manipulaci.

Zkušební pokusy byly provedeny na 30 zvířatech a trvaly 15 minut. Při zkušebních pokusech byla do arény vložena otevřená kartonová krabíčka, v níž se nacházel pokusný jedinec. Tento design se neukázal vhodným, protože úkryt nebyl opuštěn ani v jediném případě. Při vlastních pokusech se jedinci po zapnutí kamery opatrně vyklepali z krabíčky. Pro zajištění stálé teploty uvnitř arény byly použity topné kabely a termostat nastaven na 26 °C ($\pm 0,5$). Rovnoměrné osvětlení arény bylo zajištěno stropní lampou. Během pokusů jsem odcházela z pokusné místnosti, aby nedošlo k vyrušení zvířete.

Pokusy trvaly 30 minut a byly odstartovány po dvou týdnech po zkušebních pokusech. Původní doba experimentu byla prodloužena pro získání lepších dat.

Především jsem vyhodnotila latenci do prvního pohybu – prvek „*looking round*“, počet uběhnutých čtverců a celkový čas strávený pohybem. Z nahrávek byly nejprve spočteny uběhnuté čtverce a pak v programu Observer vyhodnoceny prvky chování.

Po dotočení všech jedinců bylo náhodně vybráno 20 jedinců různého pohlaví z různých teplot inkubace. S nimi byl pak pokus zopakován a získaná data použita pro zjištění opakovatelnosti pokusu. Podmínkou byla minimálně dvoutýdenní pauza mezi prvním pokusem a opakováním u vybraných jedinců.



Obr. A. Aréna pro test aktivity v neznámém prostředí.

Tab. A. Základní prvky chování definované pro vyhodnocování testu aktivity v neznámém prostředí v programu Observer

<i>No activity (S)</i>	Zvíře nejeví žádné známky aktivity.
<i>Exploration (S)</i>	Nespecifický pohyb po vnitřku arény (od 5 cm od stěny), patrně explorace.
<i>Wall (S)</i>	Pohyb podél stěny (do 5 cm od stěny).
<i>Wall up (S)</i>	Opření se o stěnu předními končetinami i snaha po stěně vylézt.
<i>Corner (S)</i>	Aktivita v rohu arény i snaha vylézt nahoru.
<i>Looking round (S)</i>	Na místě se zvíře rozhlíží kolem sebe – explorace na místě v rámci jednoho čtverce (10 x 10 centimetrů).
<i>Flight (S)</i>	Prudká reakce, útěk či prudký pohyb z místa, většinou po něm následuje vlnění ocasem.
<i>Tail waving (S)</i>	Vlnění ocasem.

Aktivitu jsem rozdělila na prvky „*exploration*“, „*wall*“, „*wall up*“ a „*corner*“. Pohyb v rohu arény a na stěně arény, kdy se jedinec pokouší vylézt nahoru, je odlišný od pohybu po vnitřku arény a po jejích okrajích, proto jsem se rozhodla pro podrobnější rozlišení aktivity.

Pro analýzu parciálních prvků chování jsem sloučila některé základní prvky. Pro dobu strávenou aktivitou byly spojeny prvky „*exploration*“, „*wall*“, „*wall up*“ a „*corner*“. Dobu strávenou v neaktivitě značí prvek „*no activity*“. Pro počet zastavení jsem použila frekvenci „*no activity*“. Rychlost pohybu byla spočtena jako počet proběhnutých čtverců / doba strávená aktivitou (s). Jako latenci do prvního pohybu jsem zvolila prvek

„*looking round*“, protože se jedná o první znatelný pohyb. V analýze hlavních komponent chování jsou pro zjištění různých aktivit jedinců vyznačeny všechny prvky samostatně.

3.3 TEST POTRAVNÍHO CHOVÁNÍ

Testy potravního chování trvaly 10 minut a byly provedeny na 82 jedincích (jedinci 43 a 77 již v testu chybí, protože z neznámých důvodů nepřežili). Tyto testy byly natočeny v chovných nádržích jednotlivých zvířat. Týden před vlastními pokusy byla zvířata naposledy nakrmena a zvážena (váha OHAUS s přesností na 0,1 g). Úkryt byl z krabiček odstraněn 20 minut před pokusem, byla ponechána jen miska s vodou. Jedinci byli po vyrušení ponecháni 5 minut v klidu, mezitím bylo odváženo 5 cvrčků, aby dosahovali 1 / 10 hmotnosti daného jedince. Cvrčci pak byli obaleni v Roboranu H a po zapnutí kamery vhozeni do nejvzdálenějšího místa od jedince. Zvířata byla ve známém prostředí, ve kterém dochází ke každému krmení a kořist pro ně byla známá.

Po dotočení všech zvířat byla po dvou týdnech natočena opakování se 14 náhodně vybranými jedinci různého pohlaví z různých inkubačních teplot.

Zajímala mě především latence do reakce na prvního cvrčka - prvek „*attend (3)*“, počet ulovených cvrčků, efektivita lovu (spočtena jako počet ulovených cvrčků na sekundu strávenou lovem) a rychlost zpracování kořisti (počet zkonsumovaných cvrčků na sekundu strávenou zpracováním potravy).



Obr. B. Začátek lovu, jedinec sleduje svou kořist.

Tab. B. Prvky chování definované pro vyhodnocování testu potravního chování v programu Observer.

<i>No activity (S)</i>	Zvíře nejeví žádné známky aktivity.
<i>Exploration (S)</i>	Pohyb po vnitřku arény. Nevěnuje kořisti pozornost.
<i>Wall (S)</i>	Pohyb podél stěny, otírání se o stěnu hlavou i celým tělem. Nevěnuje kořisti pozornost.
<i>Wall up (S)</i>	Opření se o stěnu předními končetinami i snaha po stěně vylézt.
<i>Attend (3) (S)</i>	Orientace na kořist. Zvíře otočí hlavu směrem ke kořisti.
<i>Labial licking (E)</i>	Olizování labiálních štítků. Pachová detekce.
<i>Flinch (S)</i>	Ustupování od kořisti, otočení hlavy až celého těla. Následuje po orientaci na kořist.
<i>Flight (S)</i>	Prudká reakce, útěk či prudký pohyb z místa.
<i>Tail waving (S)</i>	Zvíře vlní ve vzduchu ocasem (v různé výšce) avšak nijak rychle. Může být součástí pozorování kořisti.
<i>Searching (S)</i>	Sledování kořisti zblízka.
<i>Sneaking (S)</i>	Přibližování se ke kořisti, někdy doprovázené olizováním labiálních štítků.
<i>Catch (S)</i>	Zaútočení na kořist.
<i>Missed (E)</i>	Minutí kořisti.
<i>Capture (E)</i>	Chycení kořisti.
<i>Feeding (S)</i>	Zpracování kořisti (pohlcování cvrčka).
<i>Leave the prey (E)</i>	Chycení, ale odmítnutí a upuštění kořisti.
<i>Almost capture (E)</i>	Chycení, ale kořisti se podařilo utéct.

Pro analýzu parciálních prvků chování byl ze získaných dat vybrán prvek „*capture*“ značící počet ulovených cvrčků, doba strávená lovem se získala sečtením celkových dob strávených prvky „*searching*“, „*sneaking*“, „*catch*“ a dobu strávenou zpracováním potravy značí prvek „*feeding*“.

Tento test netrval pokaždé 10 minut (600 sekund), ale v několika případech byl ukončen po vycytání všech cvrčků. Proto byla doba strávená lovem a zpracováním potravy přepočítána na procenta: Doba strávená lovem / (celková doba pokusu / 100%), a doba strávená zpracováním potravy / (celková doba pokusu / 100%). Rychlost lovu byla spočtena jako počet ulovených cvrčků/doba strávená lovem a rychlost zpracování cvrčka jako počet ulovených cvrčků / doba strávená zpracováním potravy. U některých jedinců je počet ulovených cvrčků vyšší než pět, což je způsobeno zaznamenáním chycení cvrčka, kterému se podařilo utéct a byl uloven až později. V analýze hlavních komponent chování jsou samostatně všechny prvky kromě prvků značících aktivitu „*activity*“ nesouvisející s lovem, kterou jsem získala sloučením prvků „*exploration*“, „*wall*“ a „*wall up*“.

3.4 TEST NEOFOBIE

Test neofobie (reakce na neznámý pach) byl proveden s 80 jedinci (jedinci 31, 43, 51 a 77 do tohoto testu z neznámých důvodů nepřežili) v chovných nádržích každého jedince. Pro zkušební testy byla použita jiná než pokusná zvířata. Vybráno bylo 15 samců, kteří byli 2 dny před pokusem nakrmeni. Testovaly se dva pachy – sardinky a parfém bez alkoholu. Jedna strana tyčinky obalená vatou byla napachována jedním z pachů. Pět pokusným zvířatům byla do vzdálenosti asi tří centimetrů od hlavy přiložena tyčinka s pachem sardinek, dalším pět zvířatům s pachem parfému a zbylým nenapachovaná tyčinka pro kontrolu. S největším zájmem reagovala zvířata na sardinky a na kontroly. Parfém mi připadal značně biologicky nerelevantní a příliš dráždivý, proto jsem zvolila pach sardinek. Tyto testy nebyly nijak vyhodnoceny, sloužily jen jako představa pro naplánování designu pokusu.

Aby bylo zabráněno reakci na přítomnost experimentátora, byly vyrobeny stojany pro tyčinky s pachem. Byly vyrobeny z tenkého drátku, na závěr otřeny lihem pro odstranění pachů a nahoru byla přidělena tyčinka s vatou na koncích. Jeden konec byl napachován sardinkami a druhý konec bez pachu. Pro každého jedince byl použit nový stojan. Dvacet minut před začátkem pokusu byly odstraněny úkryty. Po prvních pěti minutách natáčení bez podnětu byl stojan pomocí pinzety umístěn do vzdálenosti asi 5 centimetrů před hlavu jedince. Zajímal mě především počet olíznutí labiálních štítků, která by měla značit zájem o podnět, dále doba strávená zájmem o podnět či útěk. Také mě zajímala latence prvního pohybu po podání podnětu, protože možnou interpretací neaktivity po podání podnětu může být strnutí „freezing“, jako jedna z možných reakcí na neznámý podnět.



Obr. C1. Příklad neaktivity či strnulosti jedince po podání neznámého pachu.



Obr. C2. Stojan s tyčinkou.

Tab. C. Prvky chování definované pro vyhodnocování testu neofobie v programu

Observer.

<i>No activity (S)</i>	Zvíře nejeví žádné známky aktivity.
<i>Exploration (S)</i>	Prozkoumávání vnitřku arény. Nevěnuje podnětu pozornost. Zahrnuje i exploraci na místě.
<i>Wall (S)</i>	Aktivita podél stěny chovné nádrže, zvíře se otírá hlavou či tělem o stěnu. Nevěnuje podnětu pozornost.
<i>Wall up (S)</i>	Opření se o stěnu předními končetinami i snaha po stěně vylézt.
<i>Corner (S)</i>	Aktivita v rohu chovné nádrže i snaha vylézt nahoru.
<i>Attend (4) (S)</i>	Orientace na podnět (stojan s cizím pachem). Zvíře má otočenou hlavu směrem k podnětu. V tomto testu však nejde rozlišit, zda se o podnět zajímá, neboť stojan byl pokládám před hlavu zvířete.
<i>Focus (S)</i>	Zvíře očividně jeví zájem o daný podnět, pomalu se k němu může přibližovat, je to doprovázeno olizováním labiálních štítků.
<i>Labial licking (E)</i>	Olizování labiálních štítků. Pachová detekce.
<i>Licking the cue (E)</i>	Zvíře olizuje napachovanou část stojanu.
<i>Licking the control (E)</i>	Zvíře olizuje nenapachovanou část stojanu.
<i>Smell side (S)</i>	V těsné blízkosti stojanu se zvíře orientuje směrem k napachované části stojanu.
<i>Control side (S)</i>	V těsné blízkosti stojanu se zvíře orientuje mimo napachovanou část stojanu.
<i>Flight (S)</i>	Prudká reakce, útěk či prudký pohyb z místa, většinou po něm následuje vlnění ocasem.
<i>Tail waving (S)</i>	Zvíře vlní ve vzduchu ocasem (v různé výšce) avšak nijak rychle. Následuje po útěku či po podání podnětu.

Pro analýzu parciálních prvků chování byla použita frekvence olizování labiálních štítků. Pro zjištění doby strávené zájmem o podnět byly sloučeny prvky „*focus*“, „*smell side*“ a „*control side*“.

Pro analýzu hlavních komponent chování byly použity celkové časy jednotlivých prvků. Do aktivity „*activity*“ byly zahrnuty prvky „*exploration*“, „*wall*“, „*wall up*“ a „*corner*“. Do neaktivity „*no activity*“ byly zahrnuty prvky „*no activity*“ a „*attend (4)*“.

4. VÝSLEDKY

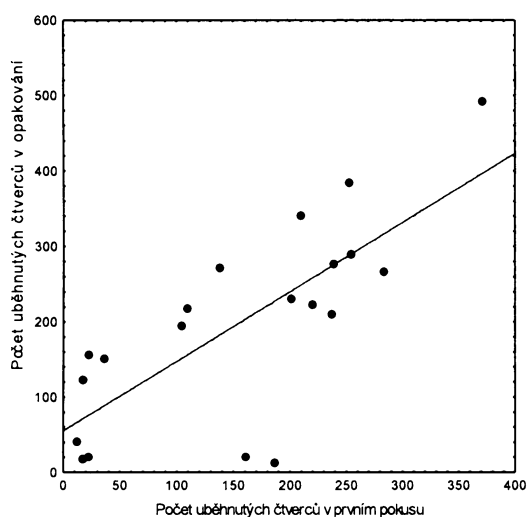
Základní data získaná z programu Observer potřebná pro statistické zpracování jsou k dispozici v přílohách 1 – 9.

4.1 AKTIVITA V NEZNÁMÉ ARÉNĚ

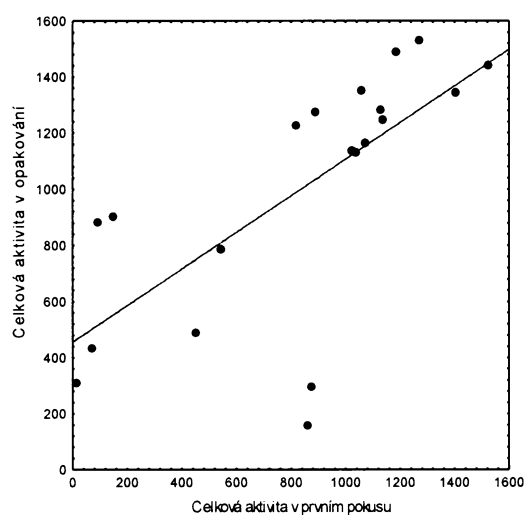
4.1.1. TEST OPAKOVATELNOSTI AKTIVITY V NEZNÁMÉ ARÉNĚ

Data pro analýzu opakovatelnosti tohoto testu jsou v příloze 1. Opakování bylo provedeno u 20 jedinců (9 jedinců ze 30 °C, 5 jedinců z 28 °C a 6 jedinců z 26 °C). Testem neparametrické korelace počtu uběhnutých čtverců (jako nejdůležitějšího parametru aktivity) v prvním pokusu s počtem uběhnutých čtverců v opakování signifikantně vyšlo, že spolu oba pokusy korelují (Spearmanův korelační koeficient = 0,757, $p = 0,00011$) (Obr. 1).

Celková doba aktivity v prvním pokusu a v opakování spolu také signifikantně korelují (Spearmanův korelační koeficient = 0,816541, $p = 0,00001$) (Obr. 2).



Obr. 1. Graf srovnání počtu uběhnutých čtverců v prvním pokusu a počtu uběhnutých čtverců v opakování.

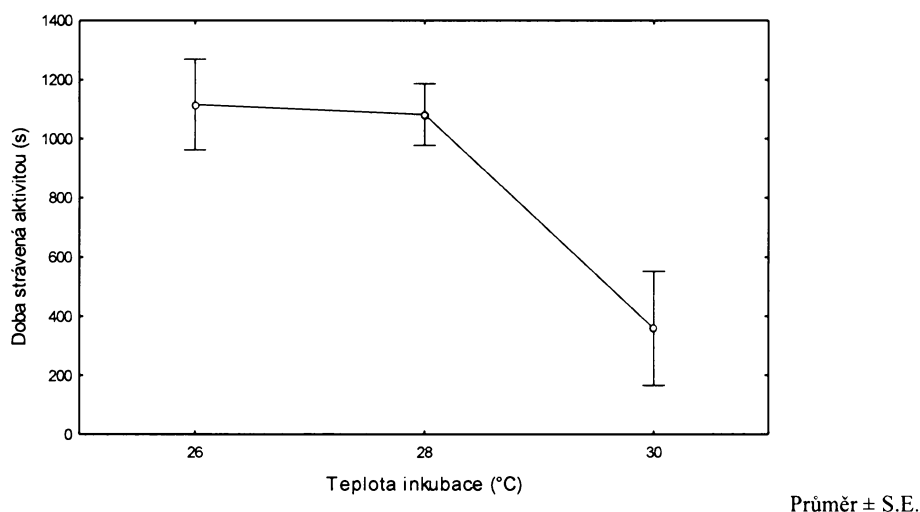


Obr. 2. Graf srovnání celkové aktivity (s) v prvním pokusu a v opakování.

4.1.2. ANALÝZA PARCIÁLNÍCH PRVKŮ CHOVÁNÍ

Data použitá pro analýzu aktivity v neznámém prostředí jsou v příloze 2. Pro zjištění závislosti parciálních prvků na kategoriálních proměnných, konkrétně na inkubační teplotě, pohlaví a spojitéch proměnných hmotnosti a stáří jsem použila obecné lineární modely (GLM). Pokud není uvedeno jinak, proměnné hodnocené GLM mají normální rozložení. Jako závislá proměnná byla použita celková doba aktivity, která nenarušila předpoklad normality (Tab. 1).

Doba strávená aktivitou je vysoce průkazně ovlivněna teplotou inkubace. Jedinci ze 30 °C stráví aktivitou nejméně času (Obr. 3).



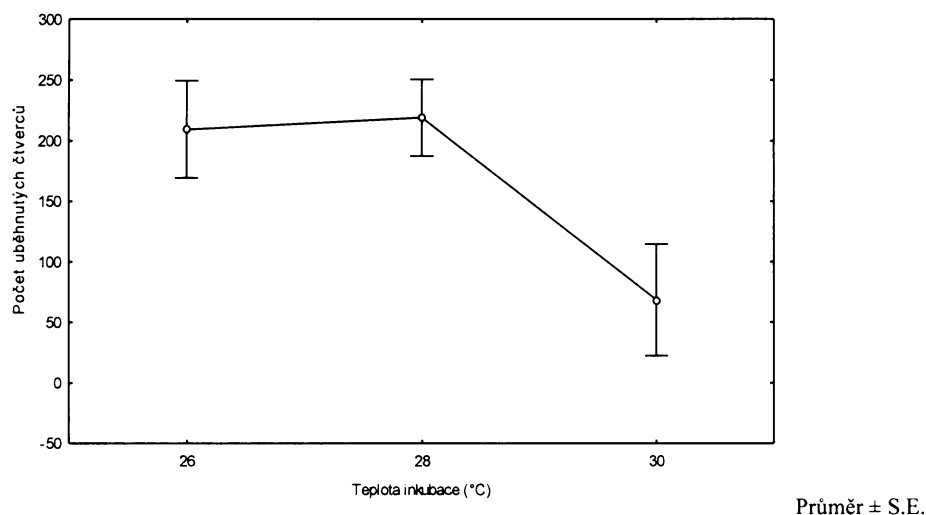
Obr. 3. Graf závislosti aktivity na teplotě inkubace.

Jako další potenciálně vysvětlující proměnné jsem zahrнула hmotnost, stáří a pohlaví, které nejsou signifikantní a tak patrně nesouvisí s aktivitou jedinců.

Tab.1. Souhrnný přehled statistické analýzy pro dobu strávenou aktivitou. (GLM)

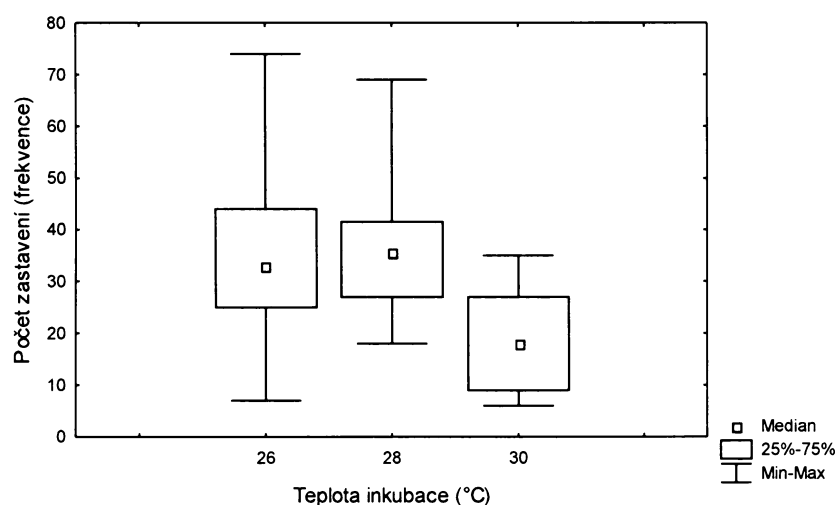
EFFECT	SS	STUPNĚ VOLNOSTI	MS	F	P
INTERCEPT	2708351	1	27083	25,94349	<<0,00001
HMOTNOST	109129	1	10913	1,04536	0,30987
STÁŘÍ	529	1	529	0,00507	0,94343
TEPLOTA	4589679	2	22948	21,98243	<< 0,00001
POHLAVÍ	240405	1	24041	2,30286	0,13334
TEPLOTA*POHLAVÍ	191685	2	95843	0,91808	0,40372
ERROR	7829568	75	10439		

Alternativně k analýze celkové doby aktivity jsem analýzou variance otestovala závislost počtu uběhnutých čtverců na teplotě inkubace (One – way ANOVA: $F = 15,6687$, $p \ll 0,000002$). Z grafu (Obr. 4.) je zřejmé, že jedinci ze 30 °C byli v průběhu tohoto testu nejméně aktivní a uběhli nejnižší počet čtverců.



Obr. 4. Počet uběhnutých čtverců v závislosti na teplotě inkubace.

Neparametrickou obdobou analýzy variance (kvůli porušení normality) jsem otestovala závislost počtu zastavení při pohybu na teplotě inkubace. Tento test vyšel vysoce průkazně (Kruskal – Wallis test: $H = 23,9383$, $p \ll 0,00001$). Jedinci ze 30 °C udělali za dobu pokusu nejméně zastávek (Obr. 5).



Obr. 5. Graf závislosti počtu zastávek při pohybu na teplotě inkubace.

Pro zjištění, zda se latence prvních pohybů mezi jednotlivými skupinami zvířat liší, jsem použila jednocestnou analýzu variance. Latence prvního pohybu mezi skupinami zvířat se neliší (One – way ANOVA: $F = 0,5143$, $p = 0,5999$).

Dále jsem testovala, zda se liší mezi skupinami rychlost pohybu jedinců. Rychlost pohybu se mezi skupinami v závislosti na teplotě inkubace také neliší (One – way ANOVA: $F = 0,2284$, $p = 0,7963$).

4.1.3. PODROBNÁ ANALÝZA CHOVÁNÍ BĚHEM AKTIVITY V NEZNÁMÉM PROSTŘEDÍ

Analýza hlavních komponent chování je doplňkem k analýze parciálních prvků chování. Celkové časy strávené danými prvky chování jsou k dispozici v Příloze 3. Jako „*supplement variable*“ byla použita latence prvního pohybu (*) jako doba uplynulá od počátku pokusu do prvního pohybu. Tato proměnná neovlivňuje celkovou analýzu a je pouze naznačena její korelace s jednotlivými osami. Latence do prvního pohybu byla takto použita, protože nejde o samostatné chování.

Pro interpretaci jsem vybrala první tři osy, které jsou podle kritéria „*Eigenvalue*“ > 1 statisticky signifikantní:

PC 1: 33,76 %, *Eigenvalue* = 2,7

PC 2: 19,24 %, *Eigenvalue* = 1,54

PC 3: 12,78 %, *Eigenvalue* = 1,02

Tab.2 Korelace jednotlivých komponent chování s osami PCA.

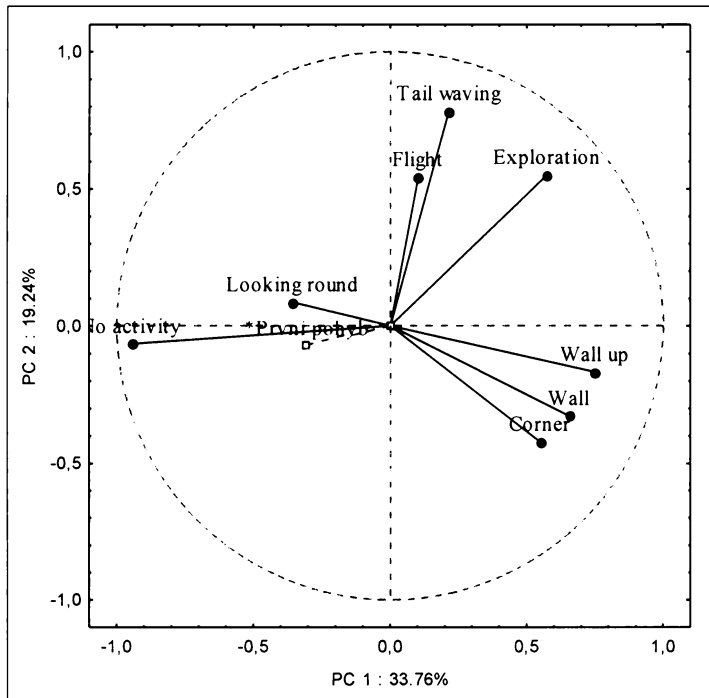
Chování	PC 1	PC 2	PC 3
<i>No activity</i>	-0,946697	-0,065262	-0,285508
<i>Exploration</i>	0,574253	0,552071	0,363304
<i>Wall</i>	0,654498	-0,326962	-0,076184
<i>Wall up</i>	0,748960	-0,167308	-0,071825
<i>Looking round</i>	-0,360309	0,087340	0,732015
<i>Flight</i>	0,101714	0,543675	-0,496728
<i>Tail waving</i>	0,213238	0,783932	-0,102223
<i>Corner</i>	0,547520	-0,420994	-0,071574
*První pohyb	-0,309716	-0,073353	-0,102327

Z grafu (Obr. 6) a též z hodnot (Tab. 2) vyplývá, že s osou PC 1 negativně koreluje „*no activity*“ a zároveň s ní pozitivně korelují „*exploration*“, „*wall*“, „*wall up*“ a „*corner*“. Tuto osu jsem interpretovala jako osu „aktivity“.

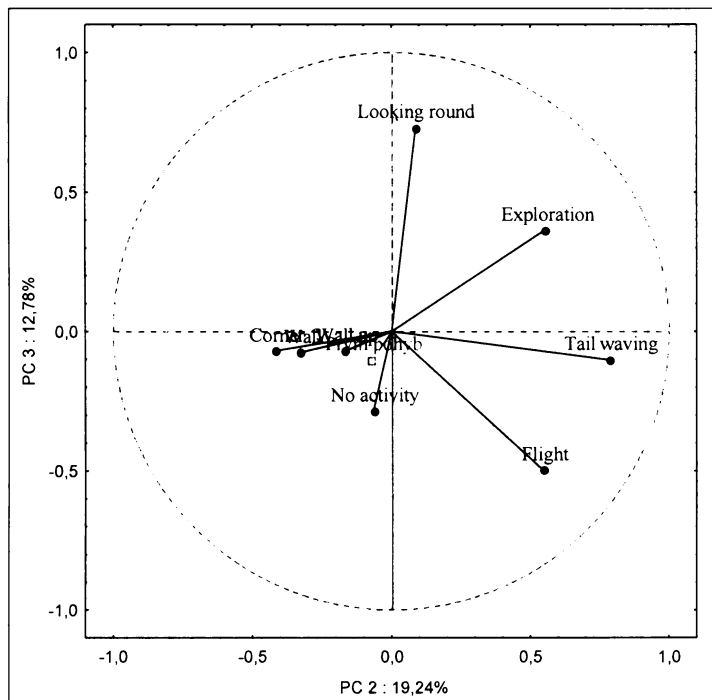
S osou PC 2 nejvíce korelují „*exploration*“, „*flight*“ a „*tail waving*“. Vysvětlení, proč s touto osou a zároveň s prvky „*flight*“ a „*tail waving*“ koreluje i „*exploration*“, může být takové, že zvířata jsou během pohybu po vnitřku arény náchylnější k leknutí. Tuto osu jsem interpretovala jako osu „strachu“.

Osa PC 3 pozitivně koreluje jen s „*looking round*“, tento prvek není v korelaci s žádným jiným prvkem chování. Tato nekorelace patrně ukazuje, že třetí osa již nezachycuje žádnou

strukturu. Tuto osu (Obr. 7) jsem interpretovala jako osu „explorace na místě“, kdy se jedinec při exploraci zastaví a rozhlíží se kolem sebe.



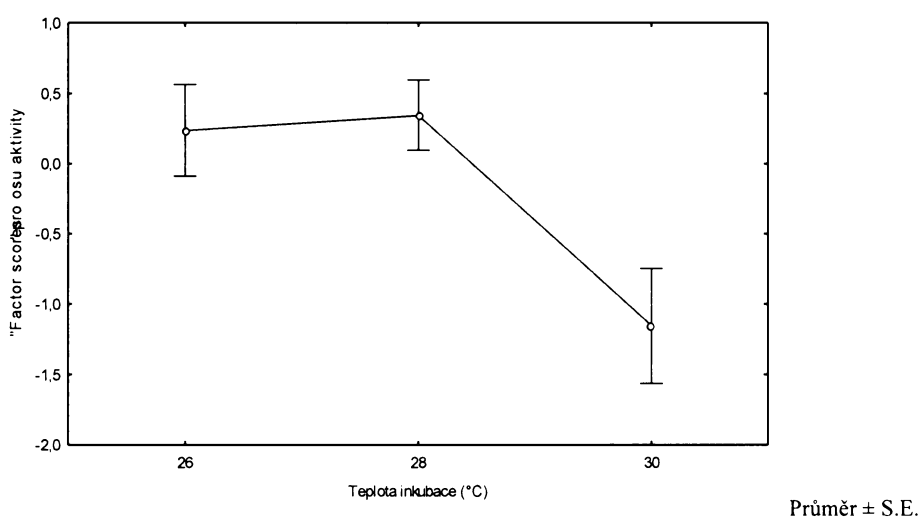
Obr. 6. Graf zátěží jednotlivých proměnných na ose PC 1 a 2.



Obr. 7. Graf zátěží jednotlivých proměnných na ose PC 2 a 3.

Pro zjištění závislosti jednotlivých os na proměnných (viz. analýza parciálních prvků chování), které mohou ovlivnit chování jsem použila GLM. Jako závislé proměnné jsem použila „*Factor scores*“ jednotlivých interpretovaných os a testovala jsem rozdíly mezi jednotlivými skupinami zvířat.

Osa PC 1 interpretovaná jako osa „aktivity“ signifikantně závisí jen na teplotě inkubace (Obr. 8), jedinci ze 30 °C jsou průkazně méně aktivní než zbylé dvě skupiny. Osa „aktivity“ nesouvisí s pohlavím, hmotností ani se stářím jedinců (Tab. 3).



Obr. 8. Graf „*Factor scores*“ pro osu aktivity v závislosti na teplotě inkubace.

Tab. 3. Souhrnný přehled statistické analýzy pro osu „aktivity“.

EFFECT	SS	STUPNĚ VOLNOSTI	MS	F	P
INTERCEPT	0,63250	1	0,63250	1,03583	0,31206
TEPLOTA	21,31996	2	10,65998	17,45755	<<0,00001
POHLAVÍ	0,61402	1	0,61402	1,00557	0,31919
TEPLOTA*POHLAVÍ	2,37786	2	1,18893	1,94708	0,14984
HMOTNOST	0,00018	1	0,00018	0,00029	0,98646
STARÍ	0,18221	1	0,18221	0,29839	0,58651
ERROR	45,79672	75	0,61062		

Pro osu PC 2 interpretovanou jako osa „strachu“ nevyšla statisticky významně závislost ani na jedné z proměnných. (Tab. 4)

Tab. 4. Souhrnný přehled statistické analýzy pro osu „strachu“.

EFFECT	SS	STUPNĚ VOLNOSTI	MS	F	P
INTERCEPT	6,66528	1	6,66528	7,52158	0,00762
TEPLOTA	3,80421	2	1,90211	2,14647	0,12402
POHLAVÍ	3,12874	1	3,12874	3,53070	0,06413
TEPLOTA*POHLAVÍ	2,74097	2	1,37048	1,54655	0,21970
HMOTNOST	0,95948	1	0,95948	1,08274	0,30143
STÁŘÍ	1,65678	1	1,65678	1,88274	0,17417
ERROR	66,46158	75	0,88615		

Pro osu PC 3 interpretovanou jako osa „explorace na místě“ také nevyšla statisticky významně závislost ani na jedné z proměnných. (Tab. 5)

Tab. 5. Souhrnný přehled statistické analýzy pro osu „explorace na místě“.

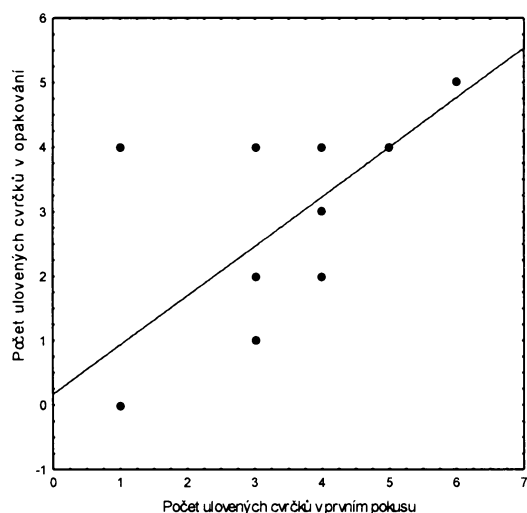
EFFECT	SS	STUPNĚ VOLNOSTI	MS	F	P
INTERCEPT	2,16363	1	2,16363	2,17713	0,14432
TEPLOTA	3,99924	2	1,99962	2,01209	0,14096
POHLAVÍ	0,17051	1	0,17051	0,17157	0,67992
TEPLOTA*POHLAVÍ	1,07356	2	0,53678	0,54013	0,58495
HMOTNOST	3,73446	1	3,73447	3,75776	0,05638
STÁŘÍ	0,12386	1	0,12386	0,12463	0,72507
ERROR	73,54119	75	0,99380		

4.2. POTRAVNÍ CHOVÁNÍ

4.2.1. TEST OPAKOVATELNOSTI POTRAVNÍHO CHOVÁNÍ

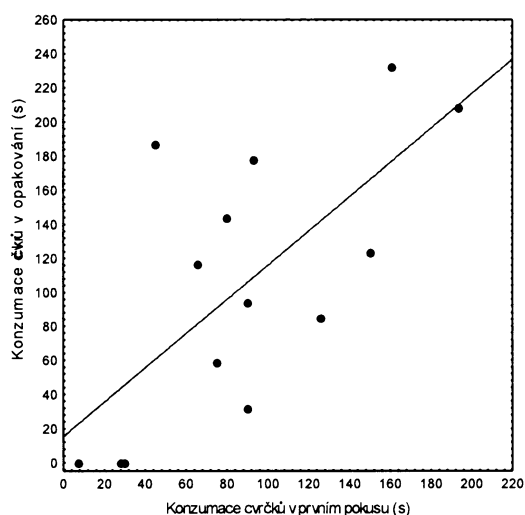
Data pro analýzu opakovatelnosti tohoto testu jsou v příloze 4. Opakování bylo provedeno u 14 jedinců (5 jedinců ze 30 °C, 4 jedinci z 28 °C a 5 jedinců z 26 °C). Testem neparametrické korelace počtu ulovených cvrčků v prvním pokusu s počtem ulovených cvrčků v opakování vyšlo, že oba pokusy spolu korelují (Spearmanův korelační koeficient = 0,668, $p = 0,00899$). (Obr. 9)

Alternativně lze spočítat korelaci doby zpracování cvrčků v prvním pokusu s dobou zpracování cvrčků v opakování, které spolu také korelují (Spearmanův korelační koeficient = 0,673, $p = 0,00830$). (Obr. 10)



Obr. 9. Srovnání počtu ulovených cvrčků v prvním pokusu a v opakování.

Pozn: Někteří jedinci se v počtu ulovených cvrčků překrývají, proto je vyznačeno pouze deset bodů.



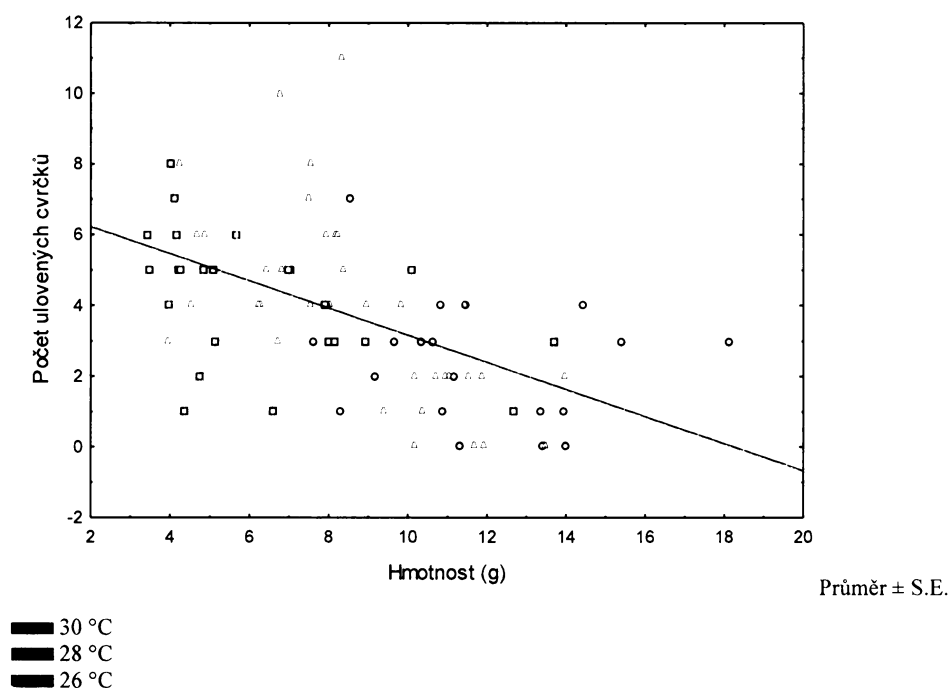
Obr. 10. Srovnání doby zpracování cvrčků v prvním pokusu a v opakování.

Počet ulovených cvrčků a doba zpracování kořisti jsou nejdůležitějšími parametry potravního chování – nejvíce vypovídají o tomto testu.

4.2.2. ANALÝZA PARCIÁLNÍCH PRVKŮ CHOVÁNÍ

Data použitá pro hlavní analýzu tohoto testu jsou znázorněna v Příloze 5. Pomocí obecných lineárních modelů jsem otestovala vliv všech proměnných na parciální prvky testu potravního chování.

Počet ulovených cvrčků průkazně závisí pouze na hmotnosti jedinců. (Tab. 6) S přibývajícím hmotností uloví jedinci méně cvrčků. Po vynesení počtu ulovených cvrčků a hmotnosti zvířat do grafu je zřejmé, že nejméně vážící jedinci jsou ze skupiny 26 °C, i když jsou zde i výjimky. Nejvýraznější hranice v hmotnosti je mezi jedinci z 26 a 30 °C, jedinci z 28 °C mezi nimi netvoří výraznou hranici. (Obr. 11)

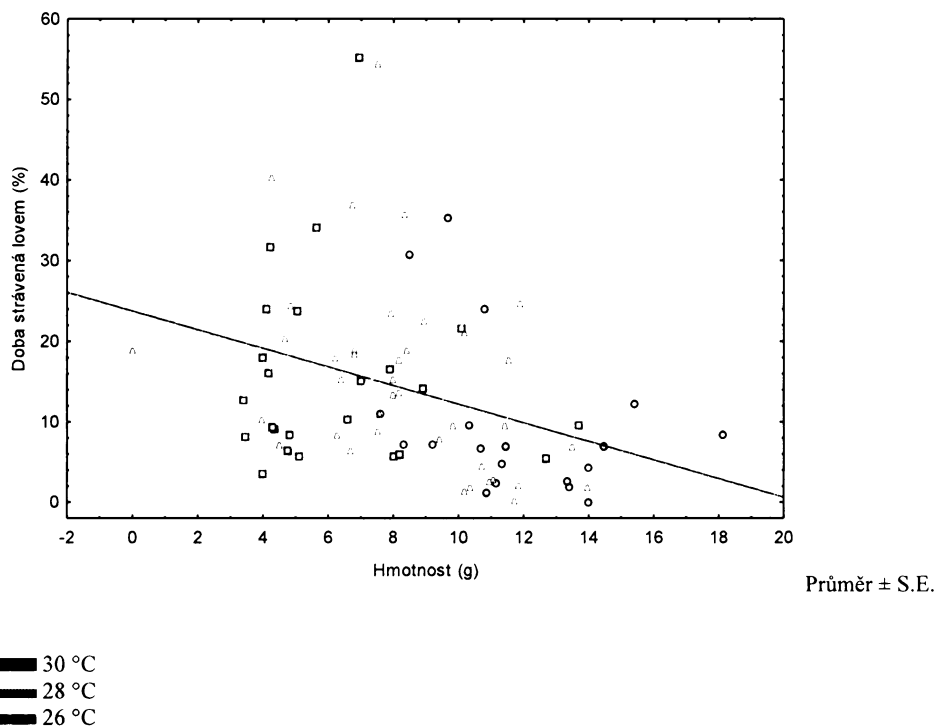


Obr. 11. Graf závislosti počtu ulovených cvrčků na hmotnosti.

Tab. 6. Souhrnný přehled statistické analýzy pro počet ulovených cvrčků.

EFFECT	SS	STUPNĚ VOLNOSTI	MS	F	P
INTERCEPT	241,3429	1	241,3429	61,18572	<<0,00001
TEPLOTA	4,4042	2	2,2021	0,55828	0,57458
POHLAVÍ	1,0519	1	1,0519	0,26669	0,60710
TEPLOTA*POHLAVÍ	16,0792	2	8,0396	2,03821	0,13751
HMOTNOST	62,2739	1	62,2739	15,78781	0,00016
STÁŘÍ	0,8028	1	0,8028	0,20352	0,65321
ERROR	291,8880	74	3,9444		

Doba strávená lovem přepočítána na procenta (viz. metodika) je statisticky slabě závislá na hmotnosti (Obr. 12). Jedinci z 26 °C trávili lovem nejvíce času a jedinci ze 30 °C nejméně času. Závislost na pohlaví vyšla statisticky slabě nesignifikantní (Tab. 7).

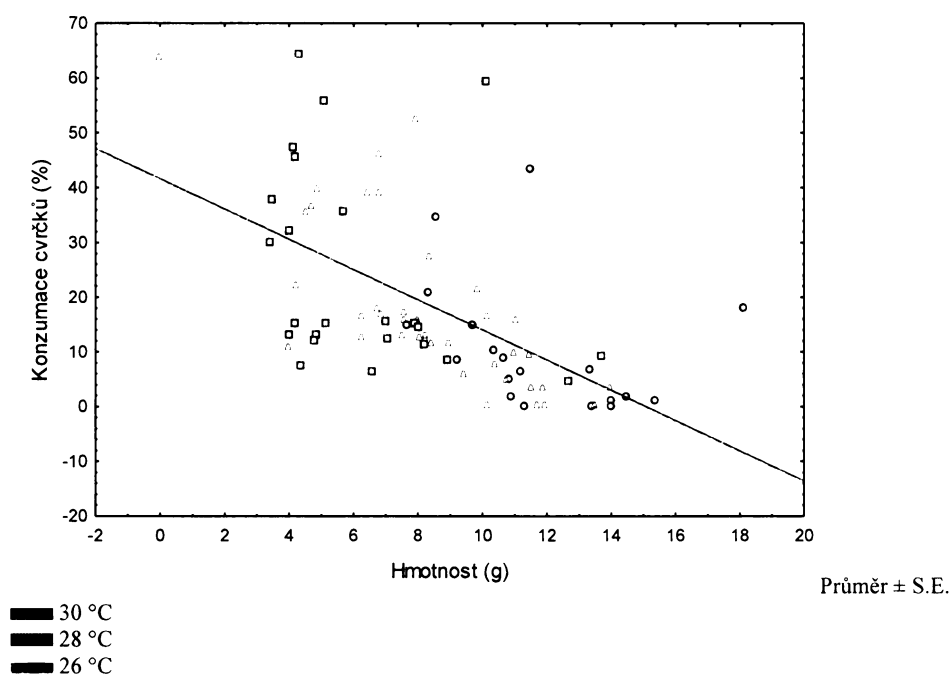


Obr. 12. Graf závislosti doby strávené lovem na hmotnosti.

Tab. 7. Souhrnný přehled statistické analýzy pro lov (%).

EFFECT	SS	STUPNĚ VOLNOSTI	MS	F	P
INTERCEPT	2941,246	1	2941,246	24,56470	<<0,00001
TEPLOTA	3,217	2	1,609	0,01344	0,98666
POHLAVÍ	399,653	1	399,653	3,33783	0,07174
TEPLOTA*POHLAVÍ	227,806	2	113,903	0,95130	0,39091
HMOTNOST	720,229	1	720,229	6,01521	0,01654
STÁŘÍ	0,466	1	0,466	0,00389	0,95041
ERROR	8860,364	74	119,735		

Doba strávená konzumací cvrčků přepočítána na procenta (viz. metodika) je průkazně závislá pouze na hmotnosti (Tab. 8). Pokud vyneseme procenta z doby testu, která byla strávená konzumací cvrčků a hmotnosti jednotlivých zvířat do grafu, je zřejmé, že s přibývajícím hmotností jedinců je konzumací cvrčků stráveno méně času (Obr. 13). Jelikož je i počet ulovených cvrčků u těžších jedinců nižší, pak není překvapivé, že konzumaci menšího počtu cvrčků věnují méně času - tato analýza je alternativou k analýze počtu ulovených cvrčků.



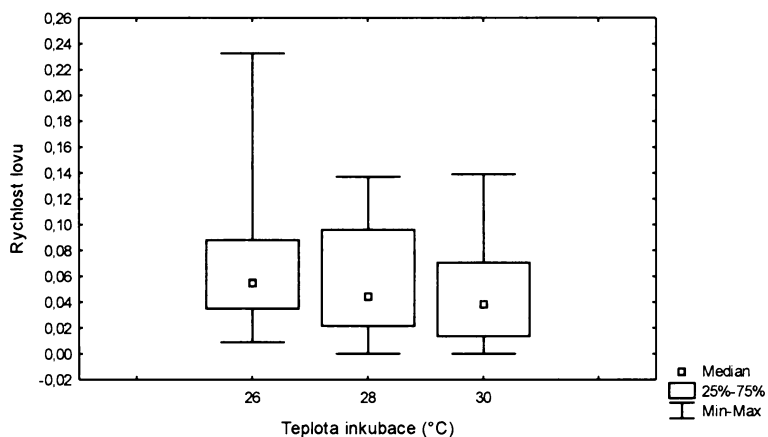
Obr. 13. Graf závislosti konzumace cvrčků (%) na hmotnosti.

Tab. 8. Souhrnný přehled statistické analýzy pro konzumaci cvrčků (%).

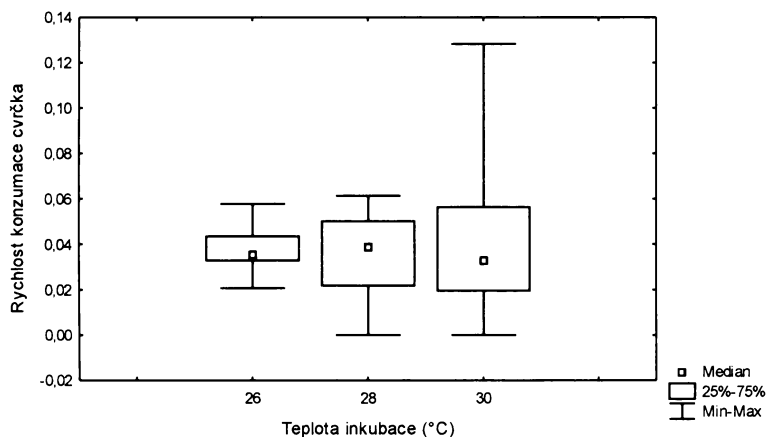
EFFECT	SS	STUPNĚ VOLNOSTI	MS	F	P
INTERCEPT	9249,79	1	9249,793	48,70853	<<0,00001
TEPLOTA	38,29	2	19,143	0,10080	0,90423
POHLAVÍ	0,53	1	0,532	0,00280	0,95793
TEPLOTA *POHLAVÍ	63,20	2	31,599	0,16640	0,84703
HMOTNOST	3770,18	1	3770,176	19,85339	0,00003
STÁŘÍ	39,65	1	39,648	0,20878	0,64906
ERROR	14052,66	74	189,901		

Neparametrickou obdobou analýzy variance jsem otestovala rychlosti lovu a konzumace cvrčka v závislosti na teplotě inkubace. Rychlost lovu se mezi skupinami neliší, na sekundu lovu uloví stejně cvrčků (Kruskal-Wallis test: $H = 2,808$, $p = 0,2456$) (Obr. 14A). Také se neliší rychlost zpracování cvrčka (Kruskal-Wallis test: $H = 0,474$, $p = 0,7891$) (Obr. 14B). Když už se jedinec z kterékoliv skupiny rozhodne lovit, tak loví bez rozdílu stejně efektivně a konzumuje kořist stejně rychle.

A)

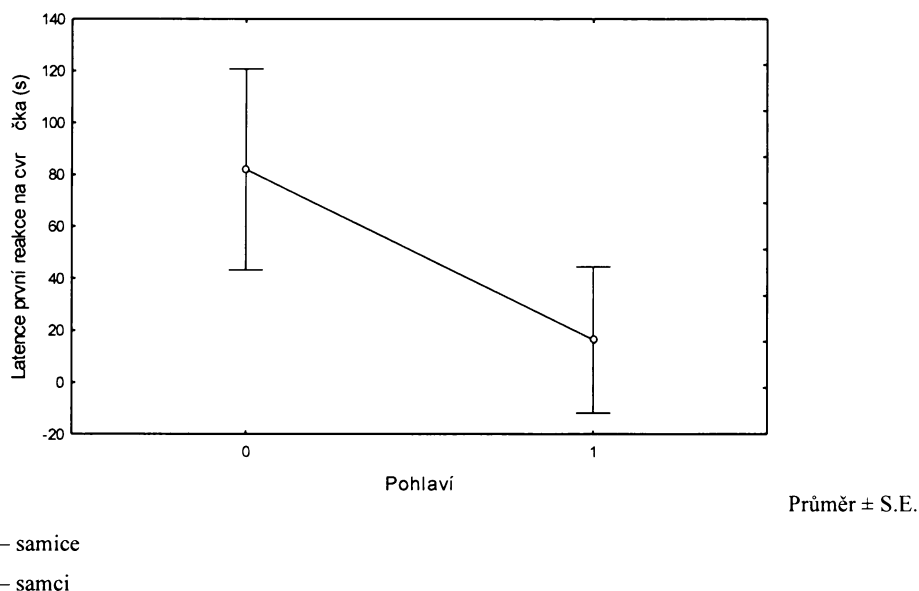


B)



Obr. 14. Grafy závislosti A) rychlosti lovu a B) rychlosti konzumace cvrčka na teplotě inkubace.

Latence první reakce na cvrčka je závislá pouze na pohlaví jedinců. Samci na cvrčky reagují dříve než samice. (Obr. 15, Tab. 9)



Obr. 15. Graf závislosti latence první reakce na cvrčka na pohlaví.

Tab. 9. Souhrnný přehled statistické analýzy latence první reakce na cvrčka. (GLM)

EFFECT	SS	STUPNĚ VOLNOSTI	MS	F	P
INTERCEPT	7336.4	1	7336.45	0.808585	0.371456
TEPLOTA	4519.0	2	2259.50	0.249030	0.780207
POHLAVÍ	66951,1	1	66951,09	7,378996	0,008211
TEPLOTA*POHLAVÍ	46367.3	2	23183.67	2.555182	0.084516
HMOTNOST	17457.3	1	17457.30	1.924051	0.169575
STÁŘÍ	7719.4	1	7719.38	0.850789	0.359327
ERROR	671416.6	74	9073.20		

4.2.3. PODROBNÁ ANALÝZA POTRAVNÍHO CHOVÁNÍ

Pro analýzu hlavních komponent chování byly použity celkové časy strávené daným prvkem chování v příloze 6. Jako „*supplement variable*“ byla použita latence do první reakce na cvrčka (*). Tato proměnná neovlivňuje celkovou analýzu a je pouze naznačena její korelace s jednotlivými osami. V pokusech, kde orientace na cvrčka neproběhla, jsem latenci nahradila celkovým časem pokusu (600 s).

Pro interpretaci jsem vybrala první čtyři osy, které jsou podle kritéria „*Eigenvalue*“ > 1 statisticky signifikantní:

PC 1: 29,43 %, Eigenvalue = 2,94

PC 2: 16,90 %, Eigenvalue = 1,68

PC 3: 12,59 %, Eigenvalue = 1,26

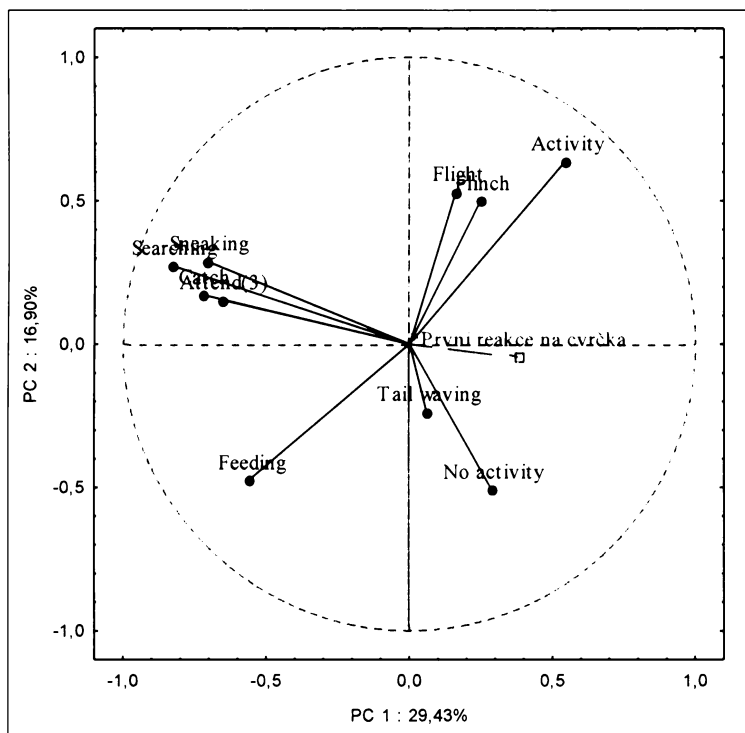
PC 4: 10,42 %, Eigenvalue = 1,04

Tab.10. Korelace jednotlivých komponent chování s osami PC.

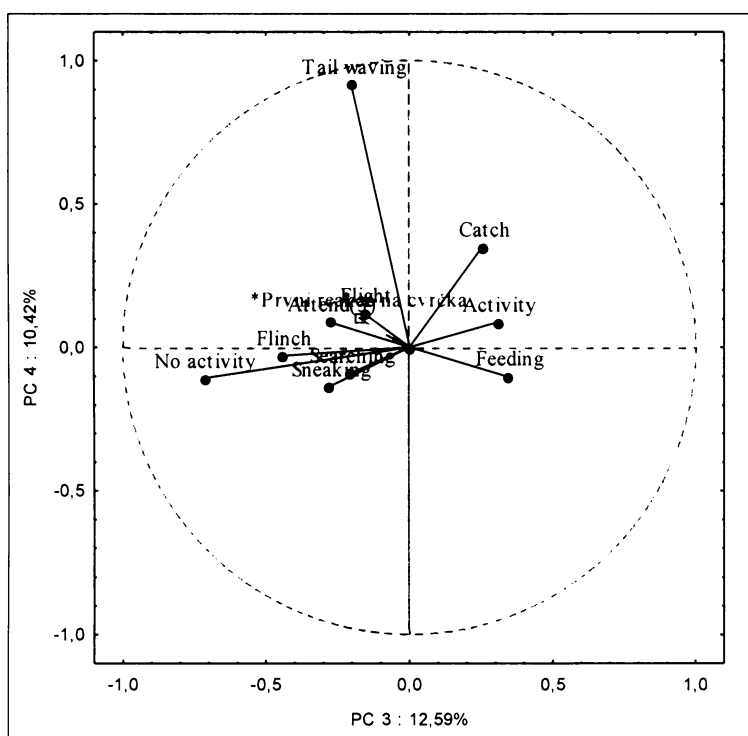
Chování	PC 1	PC 2	PC 3	PC 4
<i>Attend (3)</i>	-0,658871	0,154256	-0,279706	0,088144
<i>Sneaking</i>	-0,711718	0,289697	-0,283668	-0,138060
<i>Searching</i>	-0,832951	0,273866	-0,209357	-0,090923
<i>Catch</i>	-0,726242	0,172330	0,253313	0,348936
<i>Feeding</i>	-0,558912	-0,474600	0,339900	-0,100891
<i>Flinch</i>	0,245613	0,499515	-0,445865	-0,029568
<i>Flight</i>	0,159793	0,531260	-0,160324	0,119013
<i>Tail waving</i>	0,057908	-0,235639	-0,203626	0,916668
<i>Activity</i>	0,544831	0,637918	0,305917	0,087159
<i>No activity</i>	0,286953	-0,507617	-0,719206	-0,108801
*První reakce na cvrčka	0,378590	-0,044808	-0,178309	0,104233

Z grafu (Obr. 16) znázorňujícím korelace hlavních komponent chování na ose PC 1, z hodnot (Tab. 10) je zřejmé, že s touto osou negativně korelují „*sneaking*“, „*searching*“, „*attend (3)*“, „*catch*“ a „*feeding*“. Tuto osu jsem interpretovala jako osu „zájmu o kořist“.

S osou PC 2 negativně koreluje prvek „*no activity*“ a pozitivně a zároveň spolu korelují prvky „*flight*“ a „*activity*“. Tuto osu jsem interpretovala jako osu „aktivity“, kdy pohyb zvířat nesouvisí s reakcí na kořist.



Obr. 16. Graf zátěží jednotlivých proměnných na ose PC 1 a 2.



Obr. 17. Graf zátěží jednotlivých proměnných na ose PC 3 a 4.

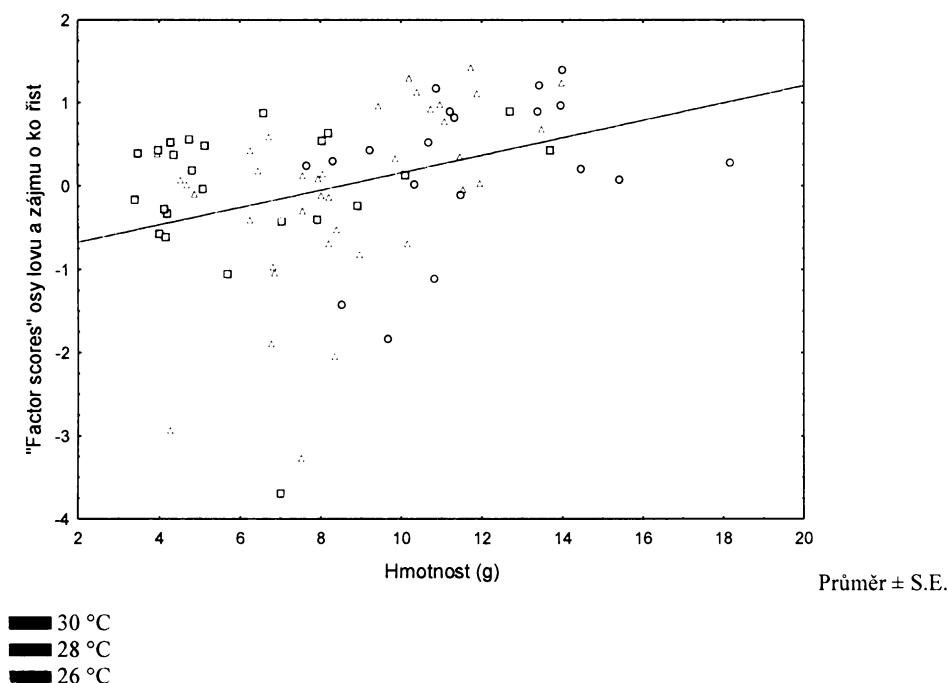
Graf (Obr. 17.) znázorňuje osy PC 3 a PC 4, které jsou korelovány pouze s jedním prvkem. PC 3 negativně koreluje s „no activity“ a osa PC 4 pozitivně koreluje s prvkem „tail waving“. Tyto osy vyšly signifikantně zřejmě náhodou a nenacházím k nim vhodnou interpretaci.

Analýzou „Factor scores“ jsem se i v tomto testu pomocí GLM snažila zjistit rozdíly mezi jedinci v závislosti na teplotě inkubace, pohlaví a dále na hmotnosti a stáří.

Osa „zájmu o kořist“ PC 1 je průkazně závislá pouze na hmotnosti, není závislá na stáří jedinců, pohlaví a ani na teplotě inkubace. (Tab. 8.)

Pokud vyneseme hodnoty „Factor scores“ této osy a hmotnosti jedinců do grafu, pak vidíme rozdíly v hmotnosti, která nám rozděluje jedince do skupin podle teplot inkubace. (Obr. 18).

Jak jsem již uvedla v analýze parciálních prvků chování, nejvíce se odlišuje skupina z 26 °C, do níž patří nejméně vážící jedinci, ale jsou patrné i výjimky. Hranice mezi skupinou z 28 a zbylými dvěma skupinami není nijak výrazná. Prvky lovu jsou s touto osou v negativní korelaci, takže čím je jedinec těžší, tím méně času se zajímá o kořist.



Obr. 18. Graf „Factor scores“ osy lovu a zájmu o kořist v závislosti na hmotnosti.

Tab. 11. Souhrnný přehled statistické analýzy pro PC 1 (GLM)

EFFECT	SS	STUPNĚ VOLNOSTI	MS	F	P
INTERCEPT	7,70423	1	7,70423	9,48444	0,002908
TEPLOTA	0,37301	2	0,18650	0,22960	0,795416
POHLAVÍ	1,76716	1	1,76716	2,17550	0,144466
TEPLOTA*POHLAVÍ	1,35497	2	0,67748	0,83403	0,438336
HMOTNOST	13,46835	1	13,46835	16,58047	0,000116
STÁŘÍ	0,15683	1	0,15683	0,19307	0,661654
ERROR	60,11035	74	0,81230		

Osa PC 2 je statisticky slabě závislá též na hmotnosti. (Tab. 9)

Tab. 12. Souhrnný přehled statistické analýzy pro PC 2 (GLM)

EFFECT	SS	STUPNĚ VOLNOSTI	MS	F	P
INTERCEPT	4,34873	1	4,348731	4,831006	0,031081
TEPLOTA	2,26215	2	1,131077	1,256514	0,290646
POHLAVÍ	2,10718	1	2,107183	2,340870	0,130283
TEPLOTA*POHLAVÍ	2,15489	2	1,077443	1,196932	0,307900
HMOTNOST	4,09918	1	4,099184	4,553784	0,036160
STÁŘÍ	0,21291	1	0,212909	0,236521	0,628168
ERROR	66,61264	74	0,900171		

Zbylé osy PC 3 a PC 4 nejsou závislé ani na jedné z testovaných proměnných.

Tab. 13. Souhrnný přehled statistické analýzy pro PC 3 (GLM)

EFFECT	SS	STUPNĚ VOLNOSTI	MS	F	P
INTERCEPT	3,03107	1	3,031074	2,952497	0,089927
TEPLOTA	2,42377	2	1,211883	1,180466	0,312852
POHLAVÍ	0,89834	1	0,898337	0,875049	0,352604
TEPLOTA*POHLAVÍ	0,98350	2	0,491751	0,479003	0,621308
HMOTNOST	2,19783	1	2,197832	2,140856	0,147657
STÁŘÍ	0,11655	1	0,116553	0,113531	0,737113
ERROR	75,9694	74	1,026614		

Tab. 14. Souhrnný přehled statistické analýzy pro PC 4 (GLM)

EFFECT	SS	STUPNĚ VOLNOSTI	MS	F	P
INTERCEPT	0,09979	1	0,099787	0,094218	0,759743
TEPLOTA	1,34606	2	0,673028	0,635471	0,532552
POHLAVÍ	0,13208	1	0,132078	0,124707	0,724988
TEPLOTA*POHLAVÍ	0,33023	2	0,165113	0,155899	0,855926
HMOTNOST	0,54045	1	0,540452	0,510293	0,477260
STÁŘÍ	0,13131	1	0,131312	0,123984	0,725753
ERROR	78,37353	74	1,059102		

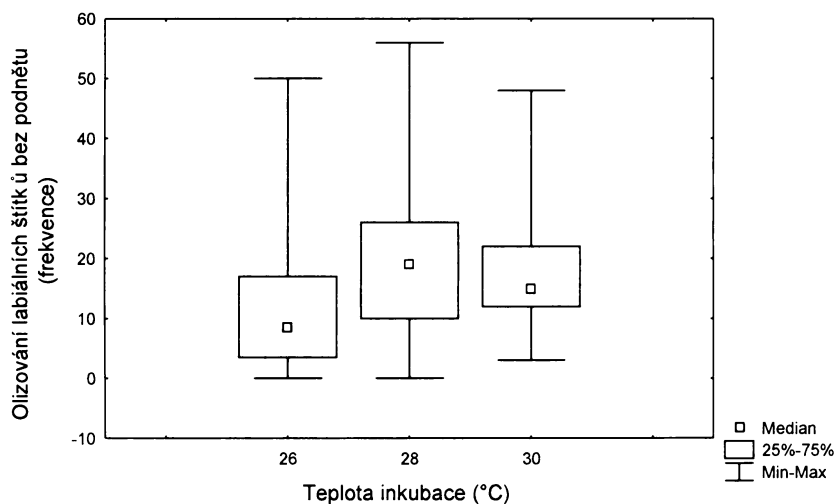
4.3 NEOFOBIE

4.3.1 ANALÝZA PARCIÁLNÍCH PRVKŮ CHOVÁNÍ

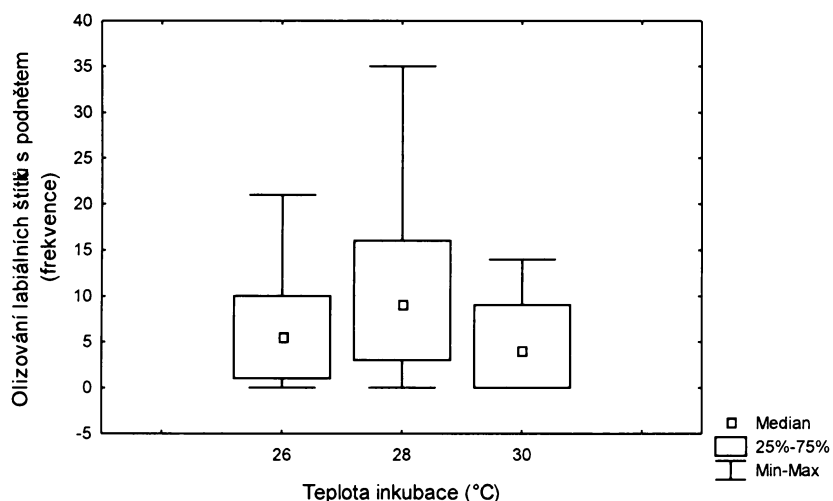
Data použitá pro analýzu parciálních prvků chování jsou k dispozici v Příloze 7. Analýzou variance jsem otestovala, zda jsou mezi skupinami rozdíly v zájmu o podnět. Rozdíly vyšly statisticky slabě nesignifikantní (One-way ANOVA: $F = 2,378$, $p = 0,0995$).

Neparametrickou obdobou analýzy variance (kvůli špatnému rozložení dat) byly zjištěny rozdíly mezi jedinci z různých teplot inkubace v závislosti na teplotě inkubace. Nejdůležitějším parametrem zájmu o neznámý pach v této analýze je frekvence v olizování labiálních štítků. V průběhu prvních pěti minut bez přidaného pachu se nejvíce olizovala skupina z 28 °C (Kruskal-Wallis test: $H = 9,647$, $p = 0,0080$) (Obr. 19A). Rozdíly v olizování labiálních štítků mezi skupinami po přidání stojanu s pachem vyšly statisticky slabě signifikantní (Kruskal-Wallis test: $H = 6,374$, $p = 0,041$) (Obr. 19B). Jedinci z 28 °C se nejvíce olizují.

A)

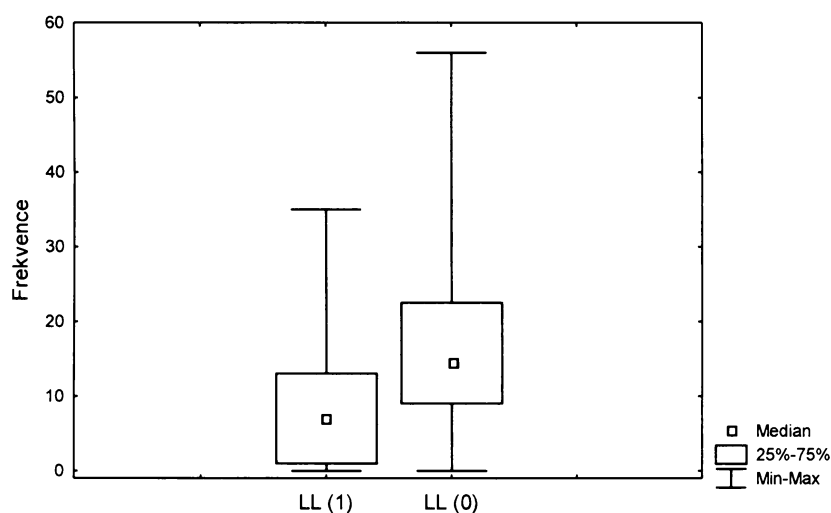


B)



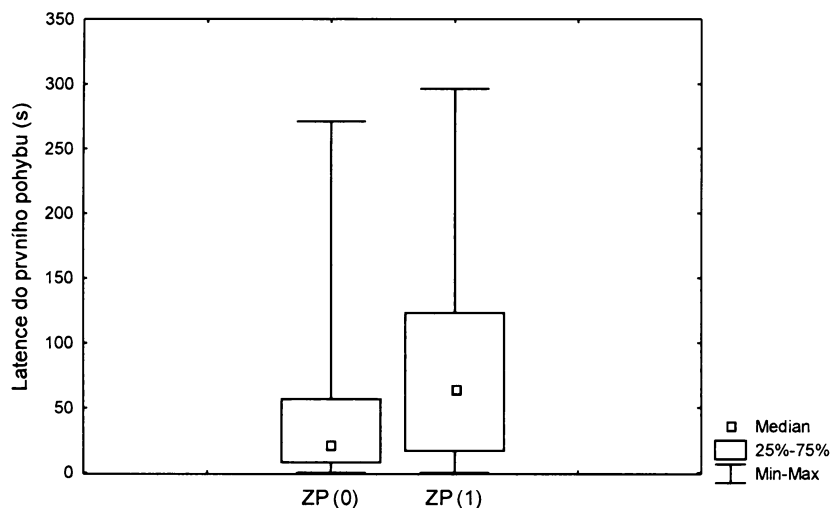
Obr. 19. Srovnání všech skupin (z 26, 28 a 30 °C) pro: A) Frekvenci v olizování labiálních štítků v prvních pěti minutách bez podnětu, B) Frekvenci v olizování labiálních štítků v přítomnosti podnětu.

Frekvence v olizování labiálních štítků bez podnětu – LL (0) a s podnětem – LL (1) byly mezi sebou srovnány neparametrickým párovým testem (Wilcoxonův párový test: $Z = 4,799$, $p = 0,000002$) (Obr. 20). Velmi průkazně došlo k olizování labiálních štítků ve vyšší frekvenci v prvních pěti minutách bez podnětu. Tento výsledek lze interpretovat jako strnutí („freezing“) po podání neznámého podnětu jako reakce na možné nebezpečí.



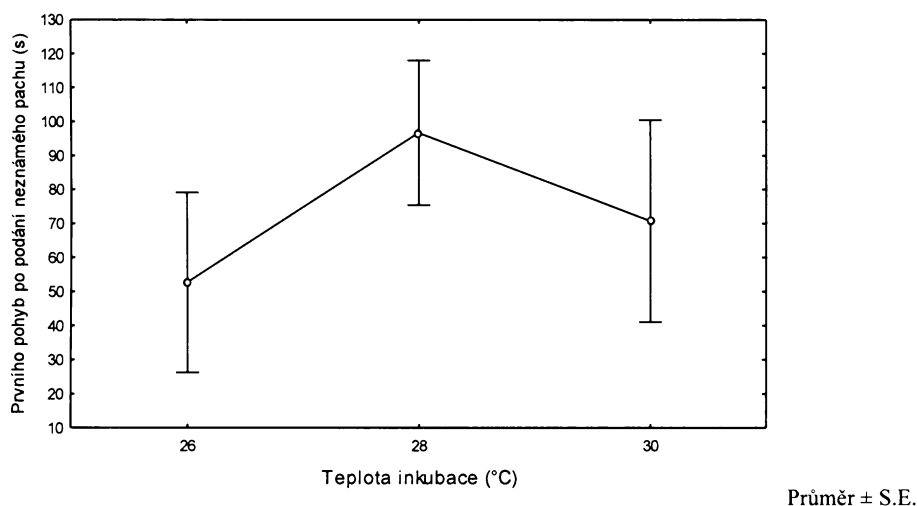
Obr. 20. Graf párového srovnání frekvencí v olizování labiálních štítků s neznámým pachem a bez pachu.

Podle očekávání vyšlo vysoce průkazně srovnání latencí prvního pohybu ve známém prostředí bez podnětu – ZP (0) a ve známém prostředí s neznámým pachem – ZP (1) ($Z = 3,735$, $p = 0,00019$) (Obr. 21), jedinci se ve známém prostředí začnou pohybovat dříve pokud není přítomný neznámý podnět.



Obr. 21. Graf srovnání latencí prvního pohybu ve známém prostředí bez podnětu a s neznámým pachem.

Latence prvního pohybu po podání neznámého pachu vyšla slabě statisticky signifikantně závislá na teplotě inkubace. (One - way ANOVA: $F = 3,465$, $p = 0,036$) Rozdíl v latenci prvního pohybu sice mezi skupinami není výrazný, ale jedinci z 26 °C se zřejmě začínají pohybovat dříve. (Obr. 22)



Obr. 22. Graf latence prvního pohybu po podání neznámého pachu v závislosti na teplotě inkubace.

4.3.2 PODROBNÁ ANALÝZA CHOVÁNÍ BĚHEM NEOFOBIE

Pro zjištění chování související s neofobií bylo analyzováno pouze pět minut po přidání podnětu. Celkové časy strávené danými prvky chování jsou v příloze 8. Jako „*supplement variable*“ byla použita latence prvního pohybu (*) po podání podnětu, byly vybrány dřívější latence prvku „*exploration*“ nebo „*wall*“. Tato proměnná neovlivňuje celkovou analýzu a je pouze naznačena její korelace s jednotlivými osami. V pokusech, kde po podání podnětu k pohybu nedošlo, byla latence nahrazena celkovou dobou pohybu (300 s).

Pro interpretaci byly vybrány první tři osy, které byly podle kritéria „*Eigenvalue*“ > 1 statisticky signifikantní:

PC 1: 32,06 %, *Eigenvalue* = 2,24

PC 2: 21,43 %, *Eigenvalue* = 1,5

PC 3: 16,8 %, *Eigenvalue* = 1,18

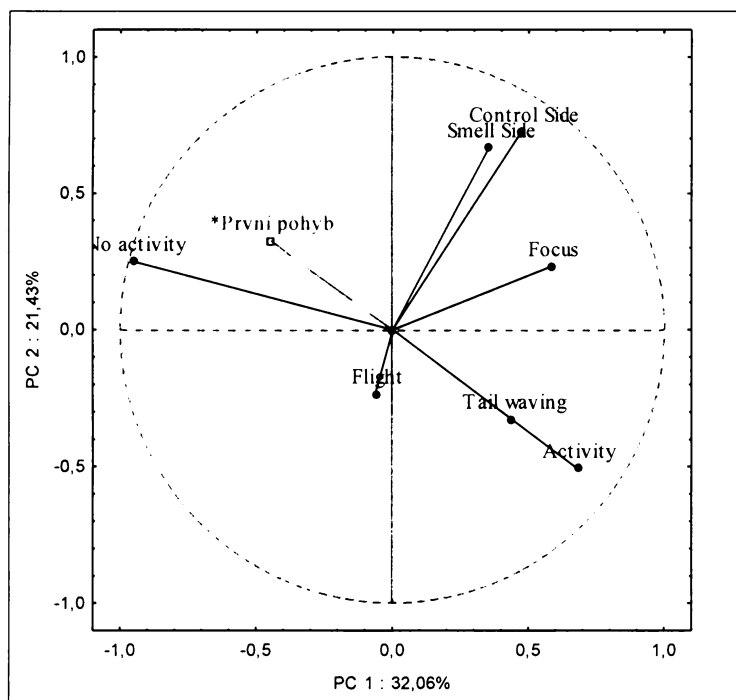
Tab. 15. Korelace jednotlivých komponent chování s osami PC.

Chování	PC 1	PC 2	PC 3
<i>Flight</i>	-0,063517	-0,235889	-0,133429
<i>Tail waving</i>	0,438443	-0,327350	0,613219
<i>Focus</i>	0,581006	0,229971	0,633402
<i>Smell side</i>	0,352738	0,665023	-0,293449
<i>Control side</i>	0,472167	0,722743	-0,107906
<i>No activity</i>	-0,949163	0,248304	0,151759
<i>Activity</i>	0,679862	-0,507788	-0,510166
*První pohyb	-0,446253	0,324695	0,475868

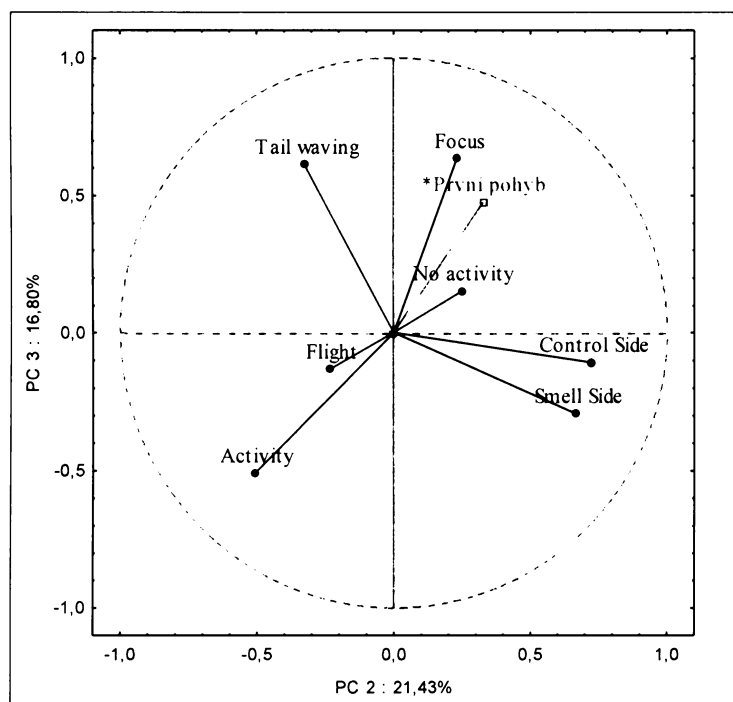
Z grafu (Obr. 23) a z hodnot (Tab. 15) je patrné, že s osou PC 1 pozitivně koreluje „*focus*“ a „*activity*“ a negativně s touto osou koreluje „*no activity*“. Tuto osu jsem interpretovala jako osu „strnutí“. Neaktivita totiž může být v tomto případě způsobená strnutím „*freezing*“, což je možná reakce na přítomnost neznámého podnětu.

Osa PC 2 pozitivně koreluje s prvky „*smell side*“ a „*control side*“. Tuto osu interpretuji jako osu „zájmu o podnět“. Zahrnuje jedince, kteří se přiblížili do těsné blízkosti stojanu. Tato osa celkově vypovídá jen o několika jedincích – celkem čtrnácti, u kterých jsem zaznamenala prvky „*smell side*“ a „*control side*“.

S osou PC 3 je pozitivně korelován „focus“ a „tail waving“ a negativně s touto osou koreluje „activity“. (Obr. 24) Tuto třetí osu interpretuji jako osu „excitace z podnětu“. Útěk byl zaznamenán pouze u čtyř jedinců.



Obr. 23. Graf zátěží jednotlivých proměnných na ose PC 1 a 2.



Obr. 24. Graf zátěží jednotlivých proměnných na ose PC 2 a 3.

Analýzou „*Factor scores*“, jako v předešlých dvou testech aktivity v neznámém prostředí a potravního chování, jsem pomocí GLM testovala možné závislosti na teplotě inkubace, pohlaví, hmotnosti a stáří jedinců.

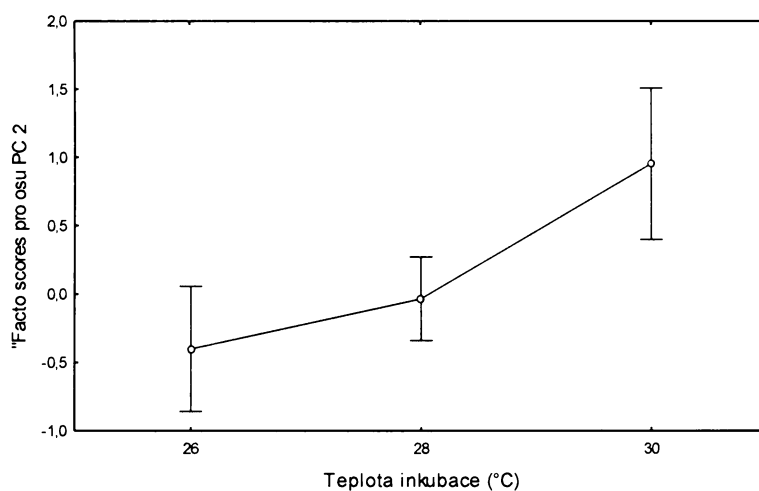
Osa PC 1 jako osa „strnulosti“ není závislá ani na jedné z testovaných proměnných. (Tab. 16)

Tab. 16. Souhrnný přehled statistické analýzy pro PC 1

EFFECT	SS	STUPNĚ VOLNOSTI	MS	F	P
INTERCEPT	1,38165	1	1,381654	1,499574	0,224728
TEPLOTA	1,97665	2	0,988325	1,072676	0,347495
SEX	2,00726	1	2,007261	2,178576	0,144304
TEPLOTA*SEX	3,09279	2	1,546394	1,678375	0,193897
HMOTNOST	1,14578	1	1,145779	1,243568	0,268493
STÁŘÍ	0,10683	1	0,106825	0,115943	0,734469
ERROR	66,33821	72	0,921364		

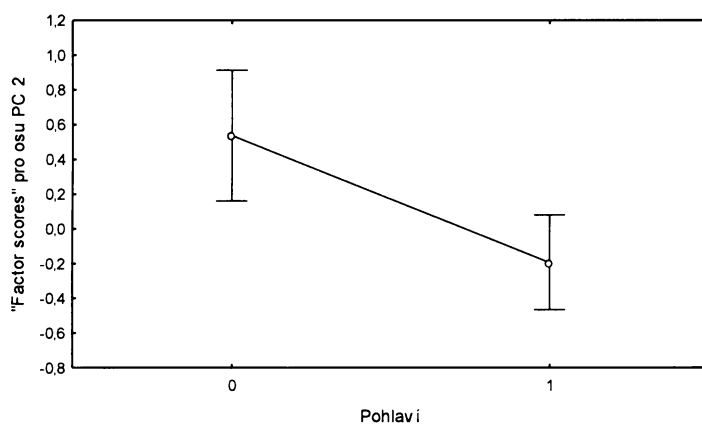
Osa PC 2 jako osa „zájmu o neznámý podnět“ (Tab. 17) je průkazně závislá na teplotě (Obr. 25A) a na pohlaví (Obr. 25B), interakce teploty a pohlaví vyšla statisticky slabě nesignifikantní (Obr. 25C). Nejvíce se o neznámý podnět zajímala skupina ze 30 °C a byly to především samice.

A)



Průměr ± S.E.

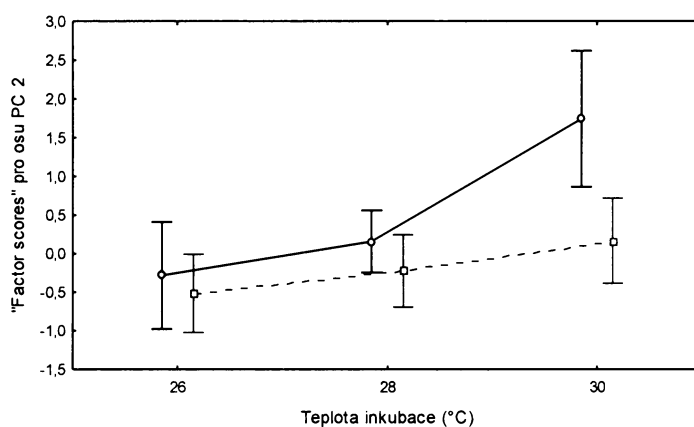
B)



Průměr ± S.E.

0 – samice
1 – samci

C)



Průměr ± S.E.

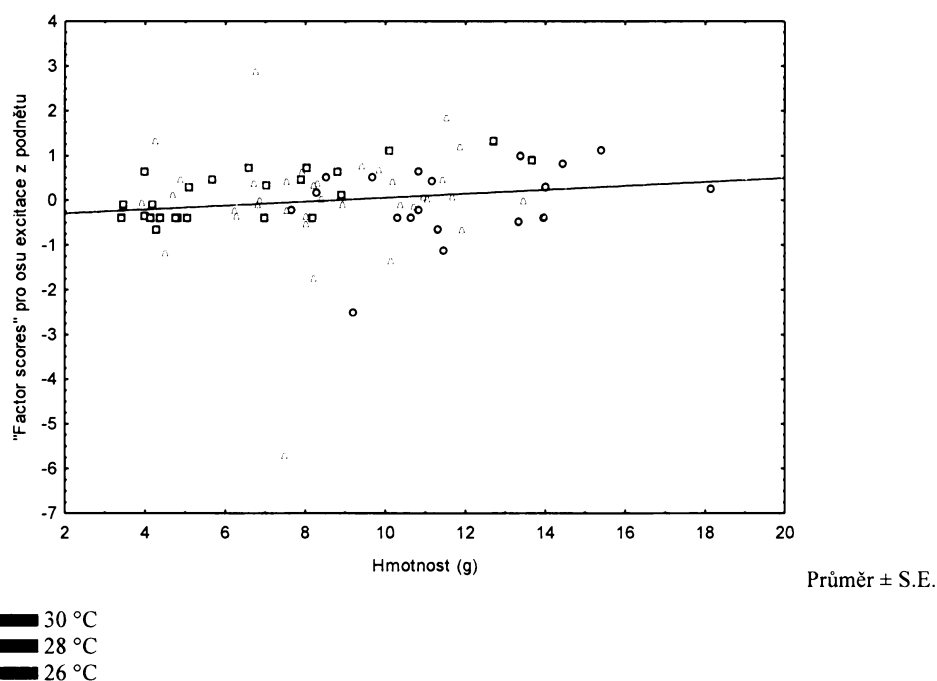
— samice
- - - samci

Obr. 25. Grafy „Factor scores“ pro zájem o neznámý podnět v závislosti na A) teplotě inkubace, B) pohlaví a C) interakci teploty inkubace a pohlaví.

Tab. 17. Souhrnný přehled statistické analýzy pro PC 2.

EFFECT	SS	STUPNĚ VOLNOSTI	MS	F	P
INTERCEPT	7,98351	1	7,983513	9,440046	0,002996
TEPLOTA	10,41213	2	5,206065	6,155874	0,003404
SEX	8,25708	1	8,257077	9,763521	0,002566
TEPLOTA*SEX	4,48401	2	2,242006	2,651044	0,077461
HMOTNOST	2,31612	1	2,316117	2,738676	0,102299
STÁŘÍ	1,09996	1	1,099957	1,300637	0,257876
ERROR	60,89090	72	0,845707		

Osa PC 3 jako osa „excitace z podnětu“ vyšla statisticky slabě signifikantně závislá na hmotnosti (Tab. 18). Tato osa negativně koreluje s aktivitou, která nesouvisí s podnětem a pozitivně se zájmem projevujícím se vlněním ocasem. Tato závislost však může být způsobena jen odlehlostí některých bodů, nenalezla jsem pro ni žádnou vhodnou interpretaci.



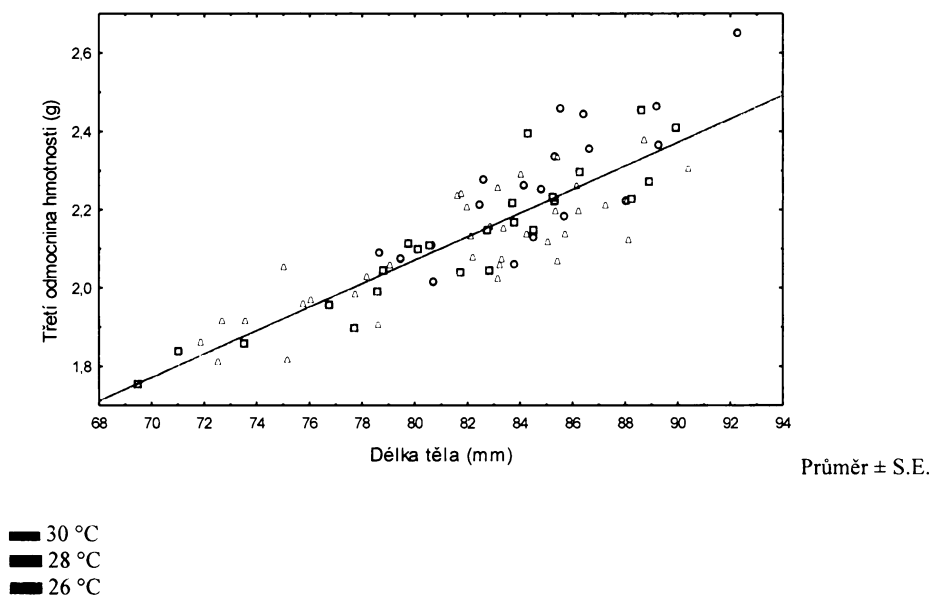
Obr. 26. Graf závislosti osy „excitace z podnětu“ na hmotnosti (g).

Tab. 18. Souhrnný přehled statistické analýzy pro PC 3.

EFFECT	SS	STUPNĚ VOLNOSTI	MS	F	P
INTERCEPT	0,74560	1	0,745602	0,755397	0,387661
TEPLOTA	0,55009	2	0,275043	0,278656	0,757613
SEX	0,00090	1	0,000899	0,000910	0,976014
TEPLOTA*SEX	2,05928	2	1,029638	1,043165	0,357601
HMOTNOST	6,12505	1	6,125054	6,205518	0,015041
STÁŘÍ	1,91523	1	1,915235	1,940395	0,167912
ERROR	71,06642	72	0,987034		

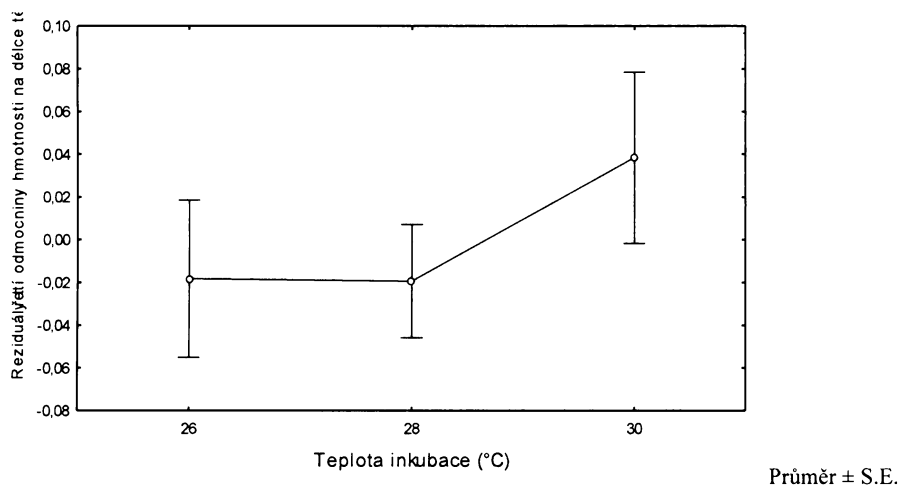
4.4 ODHAD KONDICE A VELIKOST ZVÍŘAT

Data pro tuto analýzu jsou v příloze 9. Jako jedno z možných vysvětlení, proč se jedinci z různých teplot inkubace, především ti ze 30 °C, chovají v některých situacích výrazně rozdílně než zbylé dvě skupiny (viz. test aktivity v neznámé aréně), může být negativní vliv teploty na kondici. Pro odhad kondice byly modelem lineární regrese třetí odmocniny hmotnosti (g) v závislosti na délce těla (mm) ($R = 0,858$, $p \ll 0,00001$) získány reziduály, které lze považovat za index kondice (Tab. 27).



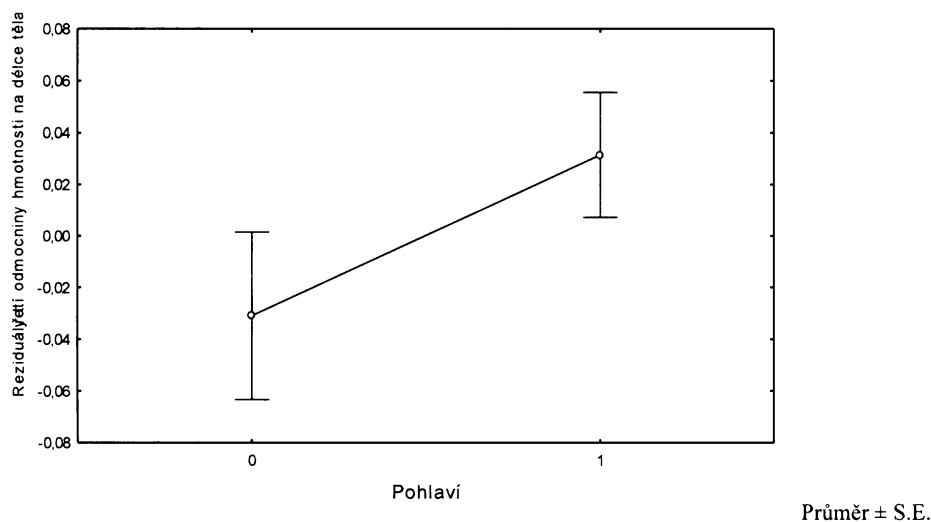
Obr. 27. Graf závislosti třetí odmocniny hmotnosti (g) na délce těla (mm).

Reziduály jako index kondice získané lineární regresí jsem použila do analýzy variance, kterou bylo otestováno, zda se kondice zvířat v závislosti na teplotě inkubace liší. Test vyšel statisticky slabě nesignifikantní (Tab. 19, Obr. 28).



Obr. 28. Graf závislosti indexu kondice na teplotě inkubace inkubace.

Byl testován i efekt pohlaví jedinců (Obr. 29), který se ukázal jako podstatnější než efekt teploty inkubace. Samci jsou průkazně v lepší kondici než samice.



0 – samice

1 – samci

Obr. 29. Graf závislosti indexu kondice na pohlaví.

Tab. 19. Souhrnný přehled statistické analýzy pro odhad kondice.

EFFECT	SS	STUPNĚ VOLNOSTI	MS	F	P
INTERCEPT	0,000004	1	0,000004	0,000670	0,979422
POHLAVÍ	0,062719	1	0,062719	9,416655	0,003004
TEPLOTA	0,041948	2	0,020974	3,149041	0,048695
POHLAVÍ*TEPLO	0,002295	2	0,001148	0,172313	0,842052
ERROR	0,492873	74	0,006660		

5. DISKUZE

Jedním z hlavních cílů diplomové práce bylo ukázat případnou fenotypovou plasticitu v chování dospělých gekončků druhu *Coleonyx elegans* navozenou podmínkami inkubace. K tomu jsem vytvořila test aktivity v neznámém prostředí, test potravního chování a pokusila jsem se vytvořit test neofobie.

5.1 VÝBĚR ZVÍŘAT

Nejprve bych se zaměřila na problémy s výběrem zvířat a na mezery v testech, které mohly výsledky studie ovlivnit.

K dispozici jsem měla nestejně staré jedince, kteří se mezi sebou významně lišili v hmotnosti. Optimální by byla stejně stará zvířata, aby se zamezilo vlivu stáří jedinců, které do jisté míry může ovlivňovat chování zvířat a může být původcem rozdílné hmotnosti. Tento problém se mi ale nepodařilo vyřešit a to především kvůli nedostatečnému počtu mládřat vylíhnutých se během jednoho roku. Tento druh má v průměru 4 snůšky za sezónu, která trvá zhruba od konce února do října (Vergner 2001). Proto jsem do experimentů musela zahrnout všechna dospělá zvířata starší jednoho roku, která byla k dispozici. Nejstaršímu jedinci však nebylo více než tři a půl roku. Vliv rozdílného stáří a hmotnosti jedinců na jejich chování tak bylo třeba kontrolovat statisticky. Stáří nevyšlo ani v jediné analýze signifikantně, takže by nemělo mít na chování vliv. Avšak pokud bych měla k dispozici přibližně stejně stará zvířata, tak by bylo možné lépe objasnit, zda teplota inkubace ovlivňuje růst a morfologii u juvenilů i adultů gekončků *C. elegans* jako například u *E. macularius* (Tousignant & Crews 1995).

Jisté však je, že teplota významně ovlivňuje délku inkubace. Podle vlastních dat je nejkratší u jedinců ze 30 °C, pohybuje se kolem $52,9 \pm 2,1$ dní. U jedinců z 28 °C se pohybuje $60,6 \pm 1,4$ dní a u jedinců z 26 °C to je přibližně $75 \pm 2,1$ dní. Kozmík (1993) uvádí, že v kolísající teplotě inkubace, která byla průměrně 28 °C se jedinci líhli v rozmezí 54 – 79 dní, což zhruba odpovídá mým hodnotám z této teploty. Rozdílné délky inkubace prezentuje Kalberlah (1996), který při teplotě 27 °C uvádí dokonce až 117 dní.

Je zřejmé, že různá délka inkubace může významně ovlivnit embryonální vývoj, morfologii a s tím i rozdílnou velikost juvenilů i adultů. Bohužel mi chybí data, která by zahrnovala hmotnost a délku těla vylíhnutých juvenilů testovaných jedinců. Vergner (2001) uvádí, že vylíhlá mládřata tohoto druhu váží kolem 1,5 gramu, nezmiňuje se o rozdílech v hmotnosti v závislosti na délce inkubace. Jiné studie u plazů shrnuté

Deemingem (2004) uvádějí, že rozdílná teplota inkubace má vliv na délku a tvar určitých částí těla, především hlavy a ocasu.

5.2 DESIGN TESTŮ

Test aktivity v neznámém prostředí společně s testem potravního chování jsou v určitých prvcích chování vysoce opakovatelné. U opakovatelnosti testu aktivity jsem jako nejdůležitější parametr aktivity použila počet uběhnutých čtverců a celkovovou dobu aktivity. Počet uběhnutých čtverců v prvním pokusu s počtem uběhnutých čtverců v opakování a celková doba aktivity v prvním pokusu s celkovou dobou aktivity v opakování spolu průkazně korelují. V designu tohoto testu jsem ani po vyhodnocení pokusů nenalezla žádné mezery, které by mohly ovlivnit výsledky.

U opakovatelnosti testu potravního chování jsem jako nejdůležitější parametr potravního chování zvolila počet ulovených cvrčků, který značí zájem o kořist a alternativně dobu zpracování cvrčků, což je činnost poměrně enegeticky náročná a může vypovídat o výkonu jedinců. Počet ulovených cvrčků v prvním pokusu s počtem cvrčků v opakování a doba zpracování cvrčků v prvním pokusu s dobou zpracování cvrčků v opakování spolu statisticky významně korelují.

U tohoto testu velmi záleželo na pohyblivosti cvrčků, protože *C. elegans* se zaměřuje na pohybující se kořist a neaktivní kořisti nevěnuje příliš pozornosti (vlastní pozorování). Proto bylo potřeba při výběru cvrčků dbát na jejich stejnou pohyblivost.

Test neofobie je v porovnání s těmito testy zřejmě nejméně biologicky relevantní. Test opakovatelnosti jsem v tomto případě neprovedla, protože mi reakce na zvolený neznámý pach připadala velmi slabá a nezřetelná. Po tomto zjištění bych do budoucna zvolila zcela jiný design pokusu, který by spočíval v reakci na neznámou kořist. Myslím, že taková reakce by byla zřetelnější a mohla by o neofobní reakci vypovědět více.

V testu neofobie jsem vyhodnotila prvních pět minut bez neznámého pachu a následně dalších pět minut po přidání neznámého pachu. Všimla jsem si, že velmi záleží na tom, zda je jedinec před podáním pachu aktivní či nikoliv. Pokud totiž někteří jedinci nejevili známky aktivity již před podáním neznámého pachu, pak je těžké odhadnout, zda neaktivita po podání neznámého pachu byla jen pokračováním neaktivity z předešlých pěti minut, nebo zda se změnila na reakci na neznámý pach nebo na neznámý předmět (stojan).

Jako jednou z možných reakcí byla již zmiňovaná strnulost („freezing“) zadaná jako latence do prvního pohybu po podání neznámého pachu, dále útěk, který byl zaznamenán jen u čtyř jedinců a zájem o podnět či netečnost, kterou odráží aktivita nesouvisející

s reakcí na testovaný podnět. Výsledek srovnání latencí prvních pohybů bez neznámého pachu a s přidáním pachu svědčí pro reakci na pach. Je otázka, z jakého jiného důvodu by jedinci po podání neznámého podnětu zůstávali v neaktivitě výrazně déle než-li bez něj. Jistou roli může mít i přítomnost experimentátora, který zvíře při pokládání stojanu s pachem vyruší.

5.3 CELKOVÁ ANALÝZA CHOVÁNÍ

Analýza parciálních prvků chování je hlavním testem a zahrnuje jen nejdůležitější prvky každého testu, zatímco metoda PCA je doplněním hlavního testu a byla jí otestována celková analýza všech komponent chování odděleně pro každý test. Touto analýzou jsem našla korelace jednotlivých prvků chování a interpretovala osy chování. Analýzou „*Factor scores*“ jsem otestovala závislosti mezi jednotlivými osami a proměnnými – teplotou inkubace, pohlavím, hmotností a stářím, které mohou chování ovlivňovat.

5.3.1 AKTIVITA V NEZNÁMÉM PROSTŘEDÍ

V analýze parciálních prvků chování, kde jsou testovány rozdíly v celkové době aktivity jsem zjistila signifikantní závislost aktivity na teplotě inkubace. Alternativně k tomuto testu vyšla signifikantně také závislost počtu uběhnutých čtverců na teplotě inkubace. V doplňující analýze hlavních komponent chování jsem zjistila osu (PC 1), kterou lze interpretovat jako osu aktivity. Na této ose „aktivity – neaktivity“ se jedinci ze 30 °C v porovnání s dalšími dvěma skupinami značně liší. Závislost osy aktivity na teplotě inkubace vyšla vysoce průkazně. Jedinci ze 30 °C jsou signifikantně nejméně aktivní. Zdá se, že tento rozdíl nelze vysvětlit rozdíly v hmotnosti zvířat, protože hmotnost v tomto testu nevyšla signifikantně.

Aktivitu v závislosti na teplotě inkubace testovali například Downes & Shine (1999) u scinků druhu *Nannoscincus maccoyi*, Ji & Zhang (2001) u druhu *Eumeces chinensis*, van Damme *et al.* (1992) u druhu *Podarcis muralis*. Všichni uvádí, že jedinci z vyšší teploty inkubace mají nižší aktivitu než jedinci z teplot nižších.

V kontrastu jsou studie týkající se některých hadů. Například Burger (1989) zjišťoval rozdíly v chování navozené teplotou inkubace u užovky druhu *Pituophis melanoleucus*. Do pokusu použil juvenilní jedince inkubované v teplotách 21, 23, 26, 28, 30 a 32 °C. Nejvíce aktivní byli jedinci ze středních teplot – 26 a 28 °C a jedinci z nízkých teplot byli nejméně ochotní se pohybovat. Tato rozdílná zjištění lze vysvětlit rozdílnými odpověďmi každého druhu na různé vnější faktory, například právě na teplotu během inkubace a dále pak na

teplotu vnějšího prostředí po vylíhnutí. V řadě studií se uvádí, že kolísající teplota během inkubace může zvyšovat pohybový výkon jedinců (shrnutu Booth 2006). Uvědomíme-li si, že většina snůšek je v přírodě vystavena neustále fluktuujícím teplotám, tak tyto zjištění nejsou překvapivá. Avšak variabilita v aktivitě, například v pohybové rychlosti, trvá podle studií pouze krátkou dobu a nebyla zjištěna u dospělých jedinců (Deeming 2004).

Mnohé recentní studie zabývající se explorační a aktivitou se týkají sýkor *Parus major*. Při porovnání s mými výsledky jsou tyto studie podobné ve zjištění, že jedinci se značně liší v chování, přičemž tyto rozdíly jsou konzistentní - opakovatelné. Některé sýkory vykazují „*slow*“ strategii v exploraci nového prostředí a jiné vykazují „*fast*“ strategii. Potomci rychle exploračních rodičů dosahují největší disperze, imigrující jedinci jsou v exploraci rychlejší než lokální jedinci. Tyto studie jsou ale spíše geneticky zaměřené, explorační chování je dědičné a není ve vztahu ke stáří jedinců, jejich kondici ani pohlaví (Dingemanse *et al.* 2002, 2003). Mé výsledky však naznačují, že opakovatelné chování dospělých zvířat odráží podmínky během ontogeneze.

Quinn a Creswell (2005) testovali aktivitu a antipredační chování u pěnkav obecných (*Fringilla coelebs*). Strnutí („*freezing*“), které může být jedna z možných reakcí na nebezpečí zaznamenali především v situaci, kdy jedincům hrozilo nižší nebezpečí – atrapa jestřába přelétla ve vzdálenosti dvou metrů od testovaných jedinců. Aktivita byla se strnutím negativně korelována nezávisle na míře nebezpečí – vyšší nebezpečí spočívalo v průletu atrapy přímo nad pokusnými jedinci. Méně aktivní jedinci tedy více zůstávali ve strnulosti a neuletli, zatímco aktivnější jedinci naopak. Strnulost v situaci, kdy hrozí velké nebezpečí a bylo by optimální spíše uletět nebo utéct, může být vysvětlována jako maladaptivní nebo suboptimální chování (Sih *et al.* 2003).

Posun na ose „aktivita - neaktivita“ lze také alternativně interpretovat jako posun na ose „proaktivita – reaktivita“ nebo jako posun na ose „odvážnost – bojácnost“. Odvážnější jedinci by se měli pohybovat dříve a více exploračně. Avšak podle analýzy parciálních prvků chování nejsou v latencích prvního pohybu, které jsem použila jako projev strnulosti, průkazné žádné rozdíly. Proto je patrně lepší tuto osu interpretovat pouze jako osu aktivity. Také podle analýzy hlavních komponent chování jsem nenalezla žádné korelace latence prvního pohybu s některou z interpretovaných os.

Druhou osu v testu aktivity v neznámém prostředí jsem interpretovala jako osu „strachu“. Pohyb po vnitřku arény je korelovaný s útekem a vlněním ocasem. Tato osa vyšla nezávislá na všech proměnných. Jedinci, kteří byli aktivní spíše uvnitř arény se polekali a jako reakce na leknutí prudce vyrazili z místa a po zastavení nějakou dobu vlnili

ocasem. Otázka je, proč se zvířata uprostřed arény náhle polekala, protože u jedinců, kteří se pohybovali u stěny arény, toto leknutí bylo vyjimečné (vlastní pozorování). Za zmínku v tomto případě stojí také statisticky slabě nesignifikantní závislost této osy na pohlaví. Samci se zřejmě více, i když ne průkazně více pohybovali po vnitřku arény.

Shine *et al.* (2000) uvádí, že samci užovky druhu *Thamnophis sirtalis* při nebezpečí častěji utíkají než samice. Závislost se našla také na mikrohabitatů, například zimní doupe versus pastvina. Ale za nejvíce vysvětlující faktor v této studii považují tělní teplotu, která byla u různě velkých jedinců, různého pohlaví různá. Ve svých testech jsem dbala na standardizované podmínky – stejná manipulace a stejná konstantní teplota prostředí, proto faktor rozdílných tělních teplot mohu vyloučit.

Třetí osu aktivity jsem interpretovala jako osu „explorace na místě“. Tato osa není v korelaci s žádným jiným prvkem chování. Podle vlastního pozorování se jedná o náhodné zastavení a rozhlížení se, které může sloužit jako prvek antipredačního chování. Tato osa vyšla nezávislá na všech proměnných. I když tato osa nevyšla závislá na teplotě inkubace, existuje studie (Pan & Ji 2001), která u druhu *Takydromus wolteri* dokumentuje závislost teploty inkubace na množství zastavení při exploraci. Jedinci inkubovaní při vyšších teplotách se průkazně více zastavovali. V analýze parciálních prvků chování jsem testovala počet zastavení v závislosti na teplotě inkubace. Závěr je v kontrastu s předešlou studií, protože jedinci inkubovaní při nejvyšší teplotě se průkazně méně zastavovali. Avšak jelikož byli celkově nejméně aktivní, pak mohli udělat méně dlouhých zastávek než jedinci ze zbylých dvou skupin, kteří zřejmě udělali více krátkých zastávek (vlastní pozorování).

Podle naší hypotézy má teplota inkubace organizační vliv na chování u adultů tohoto druhu. Může být původcem rozdílných životních strategií a výsledek tohoto testu, že teplota inkubace ovlivňuje aktivitu a jedinci ze 30 °C jsou „lenivější“ než zbylé dvě skupiny, tomu do značné míry nasvědčuje.

5.3.2 POTRAVNÍ CHOVÁNÍ

V analýze parciálních prvků chování jsem se zaměřila na rozdíly v počtu ulovených cvrčků a alternativně na rozdíly v době strávené konzumací cvrčků. Rozdíly byly průkazné a ovlivněné hmotností zvířat. Celková doba strávená lovem vyšla statisticky slabě signifikantně závislá na hmotnosti. V analýze hlavních komponent chování jsem zjistila osu interpretovatelnou jako osu „zájmu o kořist“. Tato osa vyšla statisticky významně závislá pouze na hmotnosti jedinců. Lovu se tedy nejméně věnují nejtěžší jedinci, což by

nemuselo být překvapivé, protože již nemusí tolik investovat do růstu. Rychlost lovu je u všech zvířat téměř stejná, což svědčí o dobré kondici a aktivitě jedinců. Pokud se kterýkoliv jedinec rozhodne lovit, pak loví stejně efektivně jako každý jiný.

Druhou osu v testu potravního chování jsem interpretovala jako osu aktivity nesouvisející se zájmem o kořist. Jedinci, kteří se o kořist nezajímali byli buď neaktivní nebo se pohybovali po chovné nádrži a popřípadě před kořistí utíkali nebo se od ní odvraceli (vlastní pozorování). Tato osa vyšla také statisticky slabě signifikantně závislá na hmotnosti.

Pokud se zpětně zaměříme na osu „proaktivity – reaktivity“ interpretovanou v testu aktivity v neznámém prostředí, můžeme nezáměr o kořist vysvětlit jako strach z kořisti. Mohl by být způsoben vyšším počtem cvrčků (5) než kolik zvířata dostávají při běžném krmení (3). Zvýšení dávky během pokusu na 5 cvrčků však bylo nutné, aby zvířata měla k dispozici dostatečné množství kořisti a zvýšila se tak citlivost testu.

Třetí a čtvrtá osa, které podle kritéria „*Eigenvalue*“ > 1 vyšly statisticky signifikantní, jsou zřejmě jen osy náhodné, které v analýze vyšly průkazně. Neaktivita korelovaná s třetí osou a vlnění ocasem korelované se čtvrtou osou nejsou závislé na žádné proměnné. Vlnění ocasem je zřejmě v tomto testu náhodné a nelze jej interpretovat jako možný projev antipredačního chování, což bývá spojeno i s útekem (viz. aktivita v neznámém prostředí) a nebo jako projev excitace z kořisti, což by mělo být spojeno se zájmem o kořist.

Na chování při lovu tedy teplota inkubace nemá žádný průkazný organizační vliv, to je ovlivněno pouze hmotností. Rychlosti lovu a konzumace kořisti, které souvisí s aktivitou nejsou mezi skupinami rozdílné, takže když se jedinci ze 30 °C rozhodnou lovit a konzumovat cvrčky, jsou stejně rychlí jako zbylé dvě skupiny. Tyto dva testy jasně ukazují, že pokud měříme stejný prvek chování různými způsoby, jako například aktivitu v neznámé aréně a aktivitu při lovu, pak spolu tyto prvky nemusí korelovat a vypovídat o stejné věci.

Zaměříme-li se především na teplotu inkubace, která může mít organizační účinky na různé fyziologické dráhy, tak dospějeme k úvaze, že teplota inkubace mohla nějakým způsobem ovlivnit metabolismus zvířat. Pokud tuto osu srovnáme s osou aktivity z předešlého testu, tak vidíme, že jedinci ze 30 °C ušetří svou neaktivitou spoustu energie, takže neloví tolik cvrčků jako hodně aktivní jedinci, kteří spotřebují více energie. Zároveň jsou ale jedinci ze 30 °C také nejtěžší, což může vést k dalšímu závěru, že vyšší teplota

inkubace u tohoto druhu může zpomalovat metabolismus. Avšak tato hypotéza je pouhou spekulací. Existují některé studie zabývající se metabolismem v embryogenezi v závislosti na teplotě inkubace (Angilletta et al. 2000 - *Sceloporus undulatus*; O'Steen & Janzen 1999 - *Chelydra serpentina*). Byly nalezeny rozdíly v celkovém množství energie vynaložené na vývoj embryí – u druhu *Sceloporus jarrovi* bylo množství vynaložené energie nejvyšší u jedinců z nejnižší testované teploty, což zřejmě souvisí i s prodlouženou dobou inkubace, která je u nižších teplot delší. U druhu *Chelydra serpentina* se u jedinců inkubovaných při nižších teplotách průkazně zrychlil metabolismus.

Jak jsem již zmínila, hypotéza různé rychlosti metabolismu v dospělosti zapříčiněné podmínkami inkubace je pouze spekulací. Navíc chybí studie, které by se metabolismem adultů v závislosti na inkubaci zabývaly.

5.3.3 NEOFOBIE

Nejdříve bych chtěla upozornit na kontrast ve výsledku v analýze parciálních prvků chování, kde není zájem o podnět na ničem průkazně závislý a v analýze hlavních komponent chování, kde je zájem o podnět závislý na teplotě inkubace i pohlaví. V analýze parciálních prvků chování jsem do zájmu o podnět zahrnula kromě prvků těsného přiblížení se k podnětu („*smell side*“ a „*control side*“) také pozorování podnětu („*focus*“). Tento hlavní test zřejmě o celkovém testu vypovídá nejvíce, závislost není nalezena ani na jedné z proměnných. Zájem o podnět v analýze hlavních komponent chování zahrnuje jedince, kteří se přiblížili do těsné blízkosti stojanu a týká se jen 14 jedinců z celkového počtu 80, což mi nepřipadá dostatečně vypovídající. Jak jsem zmínila v designu testů, reakce zvířat v tomto testu mi připadá celkově slabá a nezřetelná. Avšak v diskuzi by chybět neměla.

První osa interpretovaná jako osa strnulosti, která pozitivně koreluje s očividným zájmem o podnět a s aktivitou a negativně s neaktivitou není závislá na žádné z testovaných proměnných. Jedinci se mezi sebou ve strnulosti neliší. Pro strnulost také svědčí frekvence olizování labiálních štítků, která je signifikantně vyšší ve známém prostředí bez podnětu než ve známém prostředí s neznámým pachem. Stejně tak se zvířata začnou pohybovat dříve ve známém prostředí bez cizího pachu než-li s pachem. Toto jsou jasné výsledky pro závěr, že zvířata reagovala na neznámý pach strnutím.

Druhou osu interpretovanou jako zájem o podnět jsem již zmínila. Pozitivně koreluje s přiblížením se k těsné blízkosti stojanu s očividným zájmem o podnět a je závislá na teplotě inkubace i na pohlaví. Jedinci ze 30 °C a samice se o neznámý podnět zajímali více.

Tento výsledek nelze brát jako průkazný, protože zájem o podnět jevílo 6 jedinců ze 30 °C, 7 jedinců z 28 °C a 1 jedinec z 26 °C a z toho 9 samic a jen 5 samců. Z celkového počtu zvířat je to zanedbatelné množství.

Třetí osu jsem interpretovala jako excitaci z podnětu. Pozitivně koreluje se zájmem o podnět a s vlněním ocasem a negativně s aktivitou a je stejně jako první osa nezávislá na testovaných proměnných. Jelikož je vlnění ocasem spojeno se zájmem o podnět a nikoliv s útekem, který byl zaznamenán pouze u čtyř jedinců a není korelován s žádným prvkem, tak jde zřejmě o excitaci z cizího pachu či předmětu (stojan).

5.4 ZÁVĚREČNÉ HYPOTÉZY

Jako jedno z možných vysvětlení, proč se v testu aktivity jedinci inkubovaní ve 30 °C od zbylých dvou skupin průkazně odlišují, může být nežádoucí vliv této teploty na vývoj v embryogenezi. Chovatelé uvádí průměrnou teplotu inkubace 28 °C (Kozmík 1993).

Proto jsem pro zjištění, zda rozdíly v chování mezi skupinami z různých teplot inkubace nejsou důsledkem neadekvátní teploty, která by mohla snížit životaschopnost jedinců, provedla test kondice. Délka těla (SVL) a kondice jsou u plazů korelovány s věkem a hmotností (Andrews 1982). Jako index kondice byly použity reziduály třetí odmocniny hmotnosti v závislosti na délce těla. V nejlepší kondici, se ukázali být převážně jedinci ze 30 °C. To znamená, že tato teplota inkubace nemá na gekončičky *C. elegans* nežádoucí vliv a rozdíly v chování v různých testech nejsou projevem špatné kondice. Avšak kondice se průkazně liší mezi pohlavími. Podle tohoto testu jsou samice v horší kondici než samci. Tomu nasvědčuje i jejich zvýšená úmrtnost v průběhu pokusů, protože tři ze čtyř uhynulých zvířat byly právě samice. Neprokázal se však vliv pohlaví na chování během testu.

K opačným závěrům u šupinatých plazů dospěli Braña & Xiang Ji (2000), kteří uvádí, že čerstvě vylíhlí jedinci ještěrek zedních (*Podarcis muralis*) z vyšších teplot inkubace (32 °C) měli menší SVL a hmotnost a byli méně výkonní, v testech aktivity byli pomalejší a méně se pohybovali než mláďata z nižších teplot inkubace (26 a 29 °C), což by souhlasilo s mými výsledky. Avšak nižší výkonnost a neaktivita u *P. muralis* je zřejmě výsledkem nižší kondice. Pro tento druh je zřejmě teplota nad 30 °C již škodlivá a značně ovlivňuje fitness jedinců.

U druhu *Sceloporus undulatus* rozdílné teploty inkubace – 28, 32 a 34°C neměly za následek rozdíly v SVL nebo hmotnosti u vylíhlých jedinců (Angilletta *et al.* 2000).

Rozdíly v chování mohou být do určité míry také dány dědičností určitých vlastností. Avšak tato studie není geneticky zaměřená a proto lze tento vliv pouze předvídat.

Další hypotézou může být organizační vliv inkubační teploty na metabolismus určitých hormonů, které mohou v průběhu života ovlivňovat celou řadu vlastností. Steroidní hormony, které se nacházejí ve žloutku mohou ovlivňovat růst, chování a mimo toho mohou hrát roli v určení pohlaví u druhů s TSD u vejcorodých plazů (Elf *et al.* 2002).

Vylučování pohlavních steroidních hormonů je v postnatálním vývoji ovlivněno gonadotropními hormony hypofýzy. Aktivita hypofýzy vzrůstá ke konci zárodečného vývoje, a zejména pak před počátkem pohlavní zralosti. Konkrétně steroidní pohlavní hormony se tvoří v kůře nadledvin, která je tedy látkově ovládána z hypofýzy a hypotalamu a v gonádách (Nelson 2005). U *E. macularius* je inkubační teplotou ovlivněn objem a metabolická výkonnost různých částí mozku, jedním z nich je právě hypotalamus (Coomber *et al.* 1997; Crews *et al.* 1997), který má vliv na pohlaví, pigmentaci, termoregulaci a růst.

Bohužel chybí studie u dalších druhů z čeledi Eublepharidae, které by se zabývaly vlivem steroidních hormonů. Proto lze jen předpokládat, že podobné účinky inkubační teploty, mohou být do jisté míry přítomny i u druhů s geneticky určeným pohlavím.

Pohlavní steroidní hormony, které regulují celou řadu chování nejen u plazů, zřejmě nemají vliv na testované chování, protože mezi chováním samců a samic nebyly průkazné žádné rozdíly. Studie u druhu *E. macularius*, u kterého právě pohlavní hormony organizují a v dospělosti aktivují celou řadu chování (Rhen & Crews 2000) se týkají především sociálního chování.

Jako příklad některých steroidních hormonů, které mohou mít vliv na mnou testované chování uvádím glukokortikoidy, které regulují odpověď na stres a hrají důležitou roli v agonistickém chování. Společně s hormony mají důležitou úlohu také sociální zkušenosti jedinců, které způsobují rozdílné hormonální odpovědi v teritorialitě samců. Například doba, po kterou trvá setkání dvou samců a výsledek této interakce má vliv na hladinu kortikosteronu (CORT). Williams *et al.* (1977) uvádí, že hladina CORT je často ve vztahu ke stabilitě hierarchie. Jeho role v ovlivňování agonistického chování je tedy zjevná, zvýšená hladina glukokortikoidů má za následek zvýšení submisivního chování (například Leshner 1980) a snížení agresivity (například DeNardo & Licht 1993).

DeNardo & Sinervo (1994) například uvádí, že u teritoriálního druhu *Uta stansburiana* je zmenšení bráněného teritoria pravděpodobně indukováno zvýšením hladiny CORT. Zvýšení hladiny CORT s výsledkem snížení agresivity a aktivity a

zmenšení teritoria může znamenat určitou strategii chování, která má za následek minimální ztráty jedince při nějaké stresové periodě. Ochrana teritoria stojí spoustu energie (Nagy 1983), jejíž ztráty mohou v průběhu stresové periody ohrozit přežití.

Ve svých testech jsem zvířata vystavila jistě značnému stresu. Míra stresu by mohla vysvětlit nekonzistenci v některých prvcích chování mezi testem aktivity v neznámém prostředí a testem potravního chování. V testu aktivity v neznámém prostředí bych předpokládala větší stres než v testu potravního chování, který byl proveden ve známém prostředí a kořist byla také známá. Test neofobie byl také proveden ve známém prostředí. I když tomuto testu kvůli slabé reakci nepřikládám přílišnou váhu, stres vyloučit nelze. Halliday (1966) definuje exploraci nového prostředí jako reakci na mírný stres a neofobii jako reakci na zvýšený stres, proto konkrétně glukokortikoidy mohou mít na chování v testech do určité míry vliv.

Behaviorální variace v reakci na neznámé prostředí může být adaptivní a může být určeno přírodní selekcí (Wilson 1998). Adaptivní by u *C. elegans* druhu s GSD bylo, aby neměl teplotně generované normy chování jako druhy s TSD, protože by samice produkovala až 50 % suboptimálních potomků. U druhů s TSD se totiž líhnou různá pohlaví podle inkubačních teplot, které produkují pro dané pohlaví výhodné fenotypy. Avšak tato hypotéza platí pouze pro sociální chování, které je pohlavně dimorfní, a které jsem netestovala.

V případě druhu *C. elegans* nenalézám adaptivní vysvětlení pro variabilitu v určitých prvcích chování. Tato variabilita je podle výsledků dána inkubační teplotou, která může mít nevratné organizační účinky na určité prvky chování a popřípadě také do jisté míry nevratné organizační účinky na některé fyziologické dráhy. Variabilita je tedy dána spíše nějakým omezením způsobeným podmínkami v brzké ontogenezi – například že u jedinců ze 30 °C byla délka inkubace příliš krátká a nemuselo dojít k řádnému vývoji určitých vlastností.

Tyto závěry jsou však jen domněnkou a je potřeba dalších studií pro objasnění, proč behaviorální variace u gekončků *C. elegans* vznikají a popřípadě, jaké to má důsledky pro evoluci „*life history*“ tohoto druhu.

6. SHRNU TÍ

I v rámci jednoho druhu a pohlaví se individua chovají různě, často však konzistentně napříč různými situacemi. Tyto behaviorální variace jsem zjišťovala u gekončků *Coleonyx elegans*. Otestovala jsem, zda je behaviorální fenotyp dospělých gekonů závislý na podmínkách inkubace (teploty 26, 28 a 30 °C) nebo jiných faktorech – pohlaví, hmotnosti a stáří u druhu *Coleonyx elegans* s genotypicky určeným pohlavím.

Vytvořila jsem k tomu test aktivity v neznámém prostředí, test potravního chování ve známém prostředí (chytání cvrčků za daný čas) a nepovedený test neofobie (reakce na neznámý pach). Testy aktivity v neznámém prostředí a potravního chování jsou velmi konzistentní (mají vysokou míru opakovatelnosti). Test aktivity ukazuje, že inkubační teplota má značný vliv na chování dospělých jedinců. Jedinci ze 30 °C obou pohlaví tráví v neznámém prostředí signifikantně méně času pohybem (patrně explorací). U testu potravního chování je nejvíce vysvětlující proměnnou hmotnost. S přibývajícím hmotností jedinců, ubývá zájem o potravu. Lze pouze spekulovat, že výsledná hmotnost může být také důsledkem teploty inkubace. Ta totiž může mít do určité míry organizační vliv také na některé fyziologické dráhy, konkrétně na metabolismus. Nejtěžší jedinci jsou totiž právě z teploty 30 °C a také 28 °C, nízká teplota inkubace zřejmě může produkovat menší jedince či jedince z vyšším metabolismem.

Na první pohled by se mohlo zdát, že rozdíly mezi jedinci z jednotlivých teplot v testu aktivity v neznámém prostředí odpovídají ose „aktivity“ (méně aktivní ze 30 °C). Další analýza však ukázala, že mezi gekony z různých teplot nejsou v rychlosti jakou se pohybují nebo jakou loví a konzumují cvrčky v testu potravního chování. Uvědomíme-li si, že reakcí zkoumaného druhu na vyrušení bývá znehybnění („freezing“), můžeme rozdíly mezi individui z různých teplot vysvětlit posunem na ose „proaktivita – reaktivita“. Naopak proti by byly výsledky testu neofobie, kde jsem nenalezla rozdíly v chování jedinců z různých teplot, tento test se ale zdá biologicky nejméně relevantní.

7. LITERATURA

- Agrawal A. A., Laforsch C. & Tollrian R. 1999: Transgenerational induction of defences in animals and plants. *Nature* **401**:60-63.
- Andrews R. M. 1982: Patterns of growth in reptiles. In: *Biology of the Reptilia* (Ed. By C. Gans & F. H. Pough), London: Academic Press, pp. 273-320.
- Angilletta M. J., Winters R. S. & Dunham A. E. 2000: Thermal effects on the energetics of lizard embryos: Implications for hatchling phenotypes. *Ecology* **81**:2957-2968.
- Arnqvist G. & Henriksson S. 1997: Sexual cannibalism in the fishing spider and a model for the evolution of sexual cannibalism based on genetic constraints. *Evol. Ecol.* **11**:255-273.
- Becker J. B., Breedlove S. M., Crews D. 1992: *Behavioral Endocrinology*. MIT Press, Cambridge, MA.
- Bell A. M. 2007: Future directions in behavioural syndromes research. *Proc. R. Soc. B* **274**:755-761.
- Benus R. F., Bohus B., Koolhaas J. M. & van Oortmerssen G. A. 1991: Heritable variation in aggression as a reflection of individual coping strategies. *Experientia* **47**:1008-1019.
- Boissy A. 1995: Fear and fearfulness in animals. *Q. Rev. Biol.* **70**:165-191.
- Booth D. T. 2006: Influence of incubation temperature on hatchling phenotype in reptiles. *Physiol. Biochem. Zool.* **79**:274-281.
- Both Ch., Dingemanse N. J., Drent P. J. & Tinbergen J. M. 2005: Pairs of extreme avian personalities have highest reproductive success. *J. Anim. Ecol.* **74**:667-674.
- Braña F. & Ji X. 2000: The influence of incubation temperature on morphology, locomotor performance, and early growth of hatchling wall lizards (*Podarcis muralis*). *J. Exp. Zool.* **286**:422-433.
- Breedlove S. M. 1992: Sexual differentiation of brain and behavior. In: *Behavioral Endocrinology* (J. B. Becker, S. M. Breedlove, D. Crews), MIT Press, Cambridge, MA, pp. 39-68.
- Bull J. J. 1980: Sex determination in reptiles. *Rev. Biol.* **55**:3-21.
- Burger J. 1989: Incubation temperature has long-term effects on behaviour of young Pine snake (*Pituophis melanoleucus*). *Behav. Ecol. Soc.* **24**:201-207.
- Burke R. L. 1994: Diurnal aggregation of banded geckos under field conditions. *Southwest. Nat.* **39**: 297-298.
- Charnov E. L., Bull J. 1977: When is sex environmentally determined. *Nature* **266**: 828-830.
- Comendant T., Sinervo B., Svensson E. I. & Wingfield J. 2003: Social competition,

- corticosterone and survival in female lizard morphs. *J. Evol. Biol.* **16**:948-955.
- Conner J. K. 2002: Genetic mechanisms of floral trait correlations in a natural population. *Nature* **420**:407-410.
 - Coomber P., Gonzales-Lima F., Crews D. 1997: Effects of incubation temperature and gonadal sex on the morphology and metabolic capacity of brain nuclei in the leopard gecko (*Eublepharis macularius*), a lizard with temperature-dependent sex determination. *J. Comp. Neurol.* **380**:409-421.
 - Cresswell W., Quinn J. L., Whittingham M. J. & Butler S. 2003: Good foragers can also be good at detecting predators. *Proc. R. Soc. Lond. B* **270**:1069-1076.
 - Crews D., Bergeron J., Flores D., Bull J., Skipper J., Tousignant A. & Wibbels T. 1994: Temperature-dependent sex determination: Proximate mechanism, functional outcomes, and practical applications. *Dev. Gen.* **15**:297-312.
 - Crews D., Coomber P., Gonzales-Lima F. 1997: Effects of age and sociosexual experience on the morphology and metabolic capacity of brain nuclei in the leopard gecko, *Eublepharis macularius*, a lizard with temperature-dependent sex determination. *Brain Res.* **758**:169-179.
 - Crews D., Sakata J., Rhen T. 1998: Developmental effects on intersexual and intrasexual variation in growth and reproduction in a lizard with temperature-dependent sex determination. *Comp. Biochem. Physiol. C: Pharmacol. Toxicol. Endocrinol.* **119**:229-41.
 - Deeming D. C. 2004: *Reptilian incubation environment, evolution and behaviour: Post-hatching phenotypic effects of incubation in reptiles*. Nottingham. Nottingham University Press. pp 229-251.
 - DeNardo D. F., Licht P. 1993: Effects of corticosterone on social behavior in male lizards. *Horm. Behav.* **27**:184-199.
 - De Nardo D. F. , Sinervo B. 1994: Effects of steroid hormone interaction on activity and home-range size of male lizards. *Horm. Behav.* **28**:273-287.
 - Dial B. E. 1978a: The thermal ecology of two sympatric, nocturnal *Coleonyx* (Lacertilia: Gekkonidae). *Herpetologica* **34**: 194-201.
 - Dial B. E. 1978b: Aspects of behavioral ecology of two Chihuahuan desert geckos (Reptilia, Lacertilia, Gekkonidae). *J. Herpetol.* **12/2**: 209-216.
 - Dial B. E. & Grismer L. L. 1992: A phylogenetic analysis of physiological – ecological character evolution in the lizard genus *Coleonyx* and its implications for historical biogeographic reconstruction. *Syst. Biol.* **41**: 178-195.
 - Dingemanse N. J., Both C., Drent P. J., van Oers K. & van Noordwijk A. J. 2002: Repeatability and heritability of exploratory behaviour in great tits from the wild. *Anim. Behav.* **64**:929-937.
 - Dingemanse N. J., Both, C., van Noordwijk, A. J., Rutten, A. L. & Drent, P. J. 2003: Natal

- dispersal and personalities in great tits (*Parus major*). *Proc. R. Soc. Lond. B* **270**: 741-747.
- Dingemanse N. J., Both C., Drent P. J. & Tinbergen J. M. 2004: Fitness consequences of avian personalities in a fluctuating environment. *Proc. R. Soc. Lond. B* **271**:847-852.
 - Dingemanse N. J. & Réale D. 2005: Natural selection and animal personality. *Behaviour* **142**:1165-1190.
 - Downes S. J. & Shine R. 1999: Do incubation-induced changes in a lizard's phenotype influence its vulnerability to predators? *Oecologia* **120**:9-18.
 - Drent P. J. & Noordwijk A. J. 1997: Heritability of behavioural syndromes in the great tit. *Adv. Ethol.* **32**:51.
 - Elf P. K., Lang J. W. & Fivizzani A. J. 2002: Dynamics of yolk steroid hormones during development in a reptile with temperature-dependent sex determination. *Gen. Comp. Endocrinol.* **127**:34-39.
 - Flegr J. 2005: *Evoluční biologie*. Academia
 - Flores D. L., Tousignant A. & Crews D. 1994: Incubation temperature affects the behavior of adult leopard geckos. *Physiol. Behav.* **55**:1067-1072.
 - Gosling S. D. 2001: From mice to men: what can we learn about personality from animal research? *Psychol. Bull.* **127**:45-86.
 - Grismer L. L. 1988: Phylogeny, taxonomy, classification, and biogeography of eublepharid geckos. In: *Estes R, Pregill G, eds. Phylogenetic relationships of the lizard families*. Stanford, pp. 369-469.
 - Grismer L. L., Viets B. & Boyle L. J. 1999: Two new continental species of *Goniurosaurus* (Squamata: Eublepharidae) with a phylogeny and evolutionary classification of the genus. *J. Herpetol.* **33**: 382-393.
 - Grismer L. L., Hatao S., Orlov N. L. & Ananjeva N. B. 2002: A new species of *Goniurosaurus* (Squamata: Eublepharidae) with a phylogeny and evolutionary classification of the genus. *J. Herpetol.* **36**: 217-224.
 - Gutzke W. H. & Crews D. 1988: Embryonic temperature determines adult sexuality in a reptile. *Nature* **332**:832-834.
 - Halliday M. S. 1966: Exploration and fear in the rat. In: *Play, Exploration, and Territory in Mammals* (Jewell P. A. & Loizon C. eds). Academic Press, New York, pp. 45-59.
 - Hedrick A. V. 2000: Crickets with extravagant mating songs compensate for predation risk with extra caution. *Proc. R. Soc. B* **267**:671-675.
 - Hessing M. J. C., Hagelsø A. M., Schouten W. G. P., Wiepkema P. R. & van Beek J. A. M. 1994: Individual behavioral and physiological strategies in pigs. *Physiol. Behav.* **55**:39-46.
 - Hews D. K., Knapp R., Moore M. C. 1994: Early exposure to androgens affects adult

expression of alternative male types in tree lizards. *Horm. Behav.* **28**: 96-115.

- Hori M. 1993: Frequency-dependent natural selection in the handedness of scale-eating cichlid fish. *Science* **260**:216-219.
- Huntingford F. A. 2004: Implications of domestication and rearing conditions for the behavior of cultivated fishes. *J. Fish. Biol.* **65**:122-142.
- Ji X. & Zhang C. H. 2001: Effects of thermal and hydric environment on incubating eggs, hatching success, and hatchling traits in the chinese skink (*Eumeces chinensis*). *Acta Zoologica Sinica*. **47**:250-259.
- Johnson J. & Sih A. 2005: Pre-copulatory sexual cannibalism in fishing spiders (*Dolomedes triton*): a role for behavioral syndromes. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **58**:390-396.
- Kalberlah F. 1996: Haltung und Nachzucht von *Coleonyx elegans*. *Elaphe* (N.F.), Rheinbach, **4**:14-16.
- Ketterson E. D., Nolan V. 1999: Adaptation, exaptation, and constraint: a hormonal perspective. *Am. Nat.* **154**:4-25.
- Kluge A. G. 1987: Phylogenetic relationships and evolutionary trends in the eublepharinae lizard genus *Coleonyx*. *Copeia* **1**: 25-35.
- Koolhaas J. M., Korte S. M., de Boer S. F., van der Veegt B. J., van reenen C. G., Hopster H., de Jong I. C., Ruis M. A. W. & Blokhuis H. J., 1999: Coping styles in animals: current status in behavior and stress-physiology. *Neurosci. Biobehav. Rev.* **23**:925-935.
- Koolhaas J. M., de Boer S. F., Buwalda B., van der Veegt B. J., Carere C. & Groothuis T. G. G. 2001: How and why coping systems vary among individuals. In: *Welfare in animals including humans* (Broom D.M.), Dahlem University Press, Dahlem, pp. 197-209.
- Kratochvíl L. 1999: Příspěvek k evoluční ekologii vybraných zástupců čeledi Eublepharidae: růst, pohlavní dvojtvárnost a chování. Praha: Univerzita Karlova. Diplomová práce.
- Kratochvíl L. & Frynta D. 2002: Body size, male combat and evolution of sexual dimorphism in eublepharid geckos (Squamata: Eublepharidae). *Biol. J. Lin. Soc.* **76**: 303-314.
- Kratochvíl L. & Frynta D. 2003: Production-growth model applied in eublepharid lizards (Eublepharidae, Squamata): accordance between growth and metabolic rates. *Folia Zoologica* **52**: 317-322.
- Lopéz P., Hawlena D., Polo V., Amo L. & Martin J. 2005: Sources of individual shy-bold variations in antipredator behaviour of male Iberian rock lizards. *Anim. Behav.* **69**:1-9.
- Malmkvist J. & Hansen S. W. 2002: Generalization of fear in farm mink, *Mustela vison*, genetically selected for behaviour towards humans. *Anim. Behav.* **64**:487-501.
- Mettke-Hofmann C., Winkler H. & Leister B. 2002: The significance of ecological factors for exploration and neophobia in parrots. *Ethology* **108**:249-272.

- Moore M. C. 1987: Circulating steroid hormones during rapid aggressive responses of territorial males mountain spiny lizards, *Sceloporus jarrovi*. *Horm. Behav.* **21**: 511-521.
- Moore M. C. 1987: Castration affects territorial and sexual behaviour of free-living male lizards, *Sceloporus jarrovi*. *Anim. Behav.* **35**:1193-9.
- Moore M. C., Lindzey J. 1992: The physiological basis of sexual behavior in male reptiles. In: *Biology of the Reptilia, Physiology E* (Gans C, Crews D, editors.), Chicago: University of Chicago Press; **18**:70-113.
- Murphy L. B. 1978: The practical problems of recognising and measuring fear and exploration behaviour in the domestic fowl. *Anim. Behav.* **26**:422-431.
- Nagy K. A. 1983: Ecological energetics. In: *Lizard Ecology: Studies of a Model Organism* (Huey R. B., Pianka E. R., Schoener Eds.), Harvard Univ. Press, Cambridge, MA, pp. 24-54.
- O'Steen S. & Janzen F. J. 1999: Embryonic temperature affects metabolic compensation and thyroid hormones in hatchling snapping turtles. *Physiol. Biochem. Zool.* **72**:520-533.
- Pan Z. C., & Ji X. 2001: The influence of incubation temperature on size, morphology, and locomotor performance of hatchling grass lizards (*Takydromus wolteri*). *Acta Ecol. Sinica* **21**:2031-2038.
- Parker W. S. & Pianka E. R. 1974: Further ecological observations on the western banded gecko, *Coleonyx variegatus*. *Copeia*: 528-531.
- Pervin L. & John O. P. 1999: *Handbook of Personality: Theory and Research*. Guilford.
- Quinn J. L. & Cresswell W. 2005: Personality, anti-predator behaviour and behavioural plasticity in the chaffinch *Fringilla coelebs*. *Behaviour* **142**:1383-1408.
- Pokorná M. 2007: Karyotypová evoluce ještěřů čeledi Eublepharidae, skupiny s různými způsoby dereminace pohlaví. Diplomová práce.
- Rand M. S. 1992: Hormonal control of polymorphic and sexually dimorphic coloration in the lizard *Sceloporus undulatus erythrocheilus*. *Gen. Comp. Endocrinol.* **88**:461-468.
- Rhen T., Crews D. 1999: Embryonic temperature and gonadal sex organize male-typical sexual and aggressive behavior in a lizard with temperature-dependent sex determination. *Endocrinology* **140**:4501-8.
- Rhen T, Crews D. 2000: Organization and activation of sexual and agonistic behavior in the leopard gecko, *Eublepharis macularius*. *Neuroendocrinol.* **71**:252-61.
- Riechert S. E. & Hedrick A.V. 1993: A test for correlations among fitness-linked behavioural traits in the spider *Agelenopsis aperta*. *Anim. Behav.* **46**:669-675.
- Sakata J. T., Gupta A., Chuang C. P., Crews D. 2002: Social experience affects territorial and reproductive behaviours in male leopard geckos, *Eublepharis macularius*. *Anim. Behav.* **63**:487-493.

- Sakata J. T. & Crews D. 2003: Embryonic temperature shapes behavioural change following social experience in male leopard geckos, *Eublepharis macularius*. *Anim. Behav.* **66**: 839-846.
- Sakata J. T., Crews D. 2004: Developmental sculpting of social phenotype and plasticity. *Neurosci. Behav. Rev.* **28**: 95-112.
- Schutz K. E., Forkman B. & Jensen P. 2001: Domestication effects on foraging strategy, social behaviour and different fear responses: a comparison between the red junglefowl (*Gallus gallus*) and a modern layer strain. *Appl. Anim. Behav. Sci.* **74**:1-14.
- Shine R. 1999: Why is sex determined by nest temperature in many reptiles? *Trends Ecol. Evol.* **14**: 186-189.
- Shine R., Olsson M. M., Lemaster M. P., Moore I. T. & Mason R. T. 2000: Effects of sex, body size, temperature, and location on the antipredator tactics of free-ranging gartersnakes (*Thamnophis sirtalis*, Colubridae). *Behav. Ecol.* **11**:239-245.
- Sih A., Kats L. B. & Maurer E. F. 2003: Behavioral correlations across situations and the evolution of antipredator behaviour in a sunfish-salamander system. *Anim. Behav.* **65**:29-44.
- Sih A., Bell A., Johnson J. Ch. 2004a: Behavioral syndromes: an ecological and evolutionary overview. *Trends Ecol. Evol.* **19**:372-378.
- Sih A., Bell A. M., Johnson J. C. & Ziemba R. E. 2004b: Behavioral syndromes: an integrative review. *Q. Rev. Biol.* **79**:241-277.
- Sokolowski M. B., Pereira H. S. & Hughes K. 1997: Evolution of foraging behavior in *Drosophila* by density-dependent selection. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **94**:73737-377.
- Stamps J. A. 1991: Why evolutionary issues are reviving interest in proximate behavioral mechanisms. *Am. Zool.* **31**: 338-348.
- Stamps J. A. 2003: Behavioural processes affecting development: Tinbergen's fourth question comes of age. *Anim. Behav.* **66**:1-13.
- Stamps J. A. 2007: Growth-mortality tradeoffs and personality traits in animals. *Ecol. Letters* **10**:355-363.
- Stapley J. & Keogh J. S. 2004: Exploratory and antipredator behaviours differ between territorial and nonterritorial male lizards. *Anim. Behav.* **68**:841-846.
- Stapley J. & Keogh J. S. 2005: Behavioural syndromes influence mating systems: floater pairs of a lizard have heavier offspring. *Behav. Ecol.* **16**:514-520.
- Starostová Z. 2004: Fylogeneze a evoluce velikosti těla, buněk a genomu u ještěřů čeledi Eublepharidae. Praha: Univerzita Karlova. Diplomová práce.
- Starostová Z., Kratochvíl L. & Frynta D. 2005: Dwarf and giant geckos from the cellular perspective: The bigger the animal, the bigger its erythrocytes? *Funct. Ecol.* **19**: 744-749. In press.

- Steyermark A. C. & Spotila J. R. 2000: Effects of maternal identity and incubation temperature on snapping turtle (*Chelydra serpentina*) metabolism. *Physiol. Biochem. Zool.* **73**:298-306.
- Tousignant A. & Crews D. 1995: Incubation temperature and gonadal sex affect growth and physiology in the leopard gecko (*Eublepharis macularius*), a lizard with temperature-dependent sex determination. *J. Morphol.* **24**:159-170.
- Van Damme R., Bauwens D., Brana F. & Verheyen R. F. 1992: Incubation temperature differentially affects hatching time, egg survival, and hatching performance in the lizard *Podarcis muralis*. *Herpetologica* **48**:220-228.
- van Oers K., Drent P. J., de Jong G. & van Noordwijk A. J. 2004: Additive and nonadditive genetic variation in avian personality traits. *Heredity* **93**: 496-503.
- van Oers K., Jong G., Noordwijk A. J., Kempenaers B. & Drent P. J. 2005: Contribution of genetics to the study of animal personalities: a review of case studies. *Behaviour* **142**:1191-1212.
- Veenema A. H., Meijer O. C., de Kloet E. R., Koolhaas J. M. & Bohus B. G. 2003: Differences in basal and stress-induced HPA regulation of wild house mice selected for high and low aggression. *Horm. Behav.* **43**:197-204.
- Verbeek M. E. M., Drent P. J. & Wiepkema P. R. 1994: Consistent individual differences in early exploratory behaviour of male great tits. *Anim. Behav.* **48**:1113-1121.
- Verbeek M. E. M., Boon A. & Drent P. J. 1996: Exploration, aggressive behaviour and dominance in pair-wise confrontations of juvenile male great tits. *Behaviour* **133**:945-963.
- Vergner I. 2001: *Ještěři – Biologie, Chov, Gekoni 1*. Madagaskar.
- Viets B. E., Tousignant A., Ewert M. A., Nelson C. E., Crews D. 1993: Temperature-dependent sex determination in the leopard gecko, *Eublepharis macularius*. *J. Exp. Zool.* **265**:679-683.
- Viets B., Ewert M. A., Talent L. G., Nelson C. E. 1994: Sex determining mechanisms in squamate reptiles. *J. Exp. Zool.* **270**:45-56.
- vom Saal F. S. 1983: Models of early hormone effects on intrasex aggression in mice. In: *Hormones and Aggressive Behavior* (B. B. Svare, ed.), Plenum, New York, pp. 197-222.
- Williams C. G., Siegel P. B., Gross W. B. 1977: Social strife in cockerel flocks during the formation of peck rights. *Appl. Anim. Ethol.* **3**:35-45.
- Wilson, D. S. 1998. Adaptive individual differences within single populations. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* **353**:199-205.
- Wolf M., van Doorn G. S., Leimar O. & Weissing F. J. 2007: Life–history trade-offs favour the evolution of animal personalities. *Nature*. **447**:581-585.
- Zelená K. 2005: Epigamní chování gekona *Coleonyx elegans* (Squamata: Eublepharidae). Praha: Univerzita Karlova. Diplomová práce.

8. PŘÍLOHY - CD