

Univerzita Karlova
Přírodovědecká fakulta

Katedra zoologie
Oddělení ekologie a etologie

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Zoologie



Bc. Tereza Kohoutová

**Testování vlivu hybridizace na fitness u gekončků rodu *Eublepharis* pomocí
performančních testů**

Evaluation of hybridization effect on fitness of eyelid geckos (*Eublepharis*, Gekkota) by
performance tests

Diplomová práce

Vedoucí diplomové práce: RNDr. Petra Frýdlová, Ph.D.

Konzultanti: doc. RNDr. Daniel Frynta,

Ph.D. RNDr. Eva Landová, Ph.D.

Praha, 2021

Prohlášení:

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

V Praze, 26. 4. 2021

Bc. Tereza Kohoutová

Poděkování:

Chtěla bych poděkovat zejména své školitelce RNDr. Petře Frýdlové, Ph.D. za její ochotu, trpělivost, odborné rady a čas, který mi věnovala, ať už při statistickém zpracování dat či při vytváření textu této práce. Dále děkuji oběma konzultantům doc. RNDr. Danielu Fryntovi, Ph.D. a RNDr. Evě Landové, Ph.D. za jejich cenné rady a odborné připomínky, které byly ochotni poskytnout, vždy když jich bylo potřeba. Ráda bych poděkovala i Mgr. Elišce Kočkové-Amortové za její pomoc s péčí o gekončíky. Rovněž děkuji celé své rodině a přátelům, kteří mě během celého studia podporovali a v pravou chvíli dokázali povzbudit. Velký dík patří především mému manželovi za podporu při psaní této práce a také za péči o našeho ročního syna.

Abstrakt

Na mezidruhovou hybridizaci se obvykle nahlíží ze dvou úhlů pohledu. Buď jako na chyby v reprodukci, které snižují fitness hybridů (např. ztráta či snížení životaschopnosti a plodnosti), nebo jako na mechanismus umožňující živočichům adaptivně odpovídat na změny prostředí a tím zvyšovat svou fitness. Pro určení fitness živočichů se zpravidla využívá korelátů. Jedním z využívaných korelátů je výkonnost organismu neboli performance skládající se z naměřených maximálních hodnot fyzických aktivit.

Tato práce se věnuje měření síly stisku čelistí a vytrvalosti u druhů gekončků *E. macularius* a *E. angramayniu*, jejich vnitrodruhových hybridů a mezidruhových hybridů.

Ze získaných výsledků vyplývá, že mezi jednotlivými testovanými skupinami existují rozdíly v síle stisku čelistí. Nejnižší sílu stisku má druh *E. macularius*, a naopak nejvyšší sílu stisku má druh *E. angramayniu*. Mezidruhovní hybridi disponují v porovnání s rodičovskými druhy intermediární silou stisku. Vnitrodruhový hybrid vzniklý křížením velké a bílé formy *E. macularius* dokonce oba rodiče v síle stisku převyšuje. Variabilita v tomto znaku naznačuje pozitivní vliv hybridizace na fitness. Rozdíly v síle stisku mezi velkou a bílou formou *E. macularius* podporují hypotézu existence více alopatrických populací gekončíka nočního v přírodě. Naopak v testu vytrvalosti nebyl nalezen žádný signifikantní rozdíl mezi rodičovskými formami a jejich hybridy. U laboratorní formy *E. macularius* nebyl prokázán vliv domestikace na performanci. Tato forma se od velké formy *E. macularius* neliší ani v síle stisku čelistí, ani ve vytrvalosti.

Klíčová slova: hybridizace, performance, síla stisku, vytrvalost, *E. macularius*, *E. angramayniu*

Abstract

An interspecies hybridization is usually viewed from two sides - either as mistakes in a reproduction resulting in decrease of a hybrids fitness (e. g. loss or decrease of viability and fertility) or as a mechanism helping animals adaptively respond to environmental changes resulting in higher fitness. Fitness is usually represented as a set of correlates. One of the correlates is an organism performance which is represented by a set of maximal values from measured physical activities.

This thesis focuses on the evaluation of the endurance and the bite force for gecko species *E. macularius* and *E. angramayniu*, their interspecies hybrids and intraspecies hybrids to determine their performance.

The results show differences in the bite force among each of the tested groups. *E. macularius* has the lowest bite force, while the highest bite force was measured in *E. angramayniu*. The bite force of interspecies hybrids is intermediate in comparison to the parent species. Nevertheless, intraspecies hybrids of large form and white form of *E. macularius* exceeds their parents in measured bite force. The variability in bite force suggests a positive effect of hybridization on fitness. The bite force differences between the large form and the white form of *E. macularius* support the hypothesis that there exist more allopatric populations of leopard gecko in nature. On the contrary, the endurance test did not show any significant differences between parent forms and their hybrids. We found no effect of domestication on performance in the laboratory form of *E. macularius*. This laboratory form does not differ from the large form in the bite force nor the endurance.

Key words: hybridization, performance, bite force, endurance, *E. macularius*, *E. angramayniu*

Obsah

1	Úvod	16
2	Literární přehled	18
2.1	Definice fitness	18
2.2	Hybridizace a její vliv na fitness hybridů	18
2.3	Performance	20
2.3.1	Měření performance	22
2.3.2	Měření vytrvalosti	23
2.3.3	Měření síly stisku čelistí	25
2.4	Domestikace a její vliv na performanci	27
2.5	Eublepharidae	28
2.5.1	<i>Eublepharis macularius</i> Blyth 1854	29
2.5.2	<i>Eublepharis angramainyu</i> Anderson a Leviton 1966	31
2.5.3	Vnitrodruhová hybridy <i>E. macularius</i>	32
2.5.4	Mezidruhová hybridy mezi <i>E. angramainyu</i> a <i>E. macularius</i>	32
3	Materiál a metody	33
3.1	Metodika chovu	33
3.2	Materiál	33
3.3	Performanční testy	35
3.3.1	Morfologické rozměry	35
3.3.2	Test síly stisku čelistí	37
3.3.3	Test vytrvalosti	39
4	Statistické metody	41
4.1	Opakovatelnost performančních testů	41
4.2	Ověření vhodnosti metodiky performančních testů	41
4.3	Test síly stisku čelistí	41
4.3.1	Závislost síly stisku čelistí na formě	41
4.3.2	Vliv pohlaví na sílu stisku	42
4.3.3	Vliv kondice na sílu stisku	42

4.4	Test vytrvalosti (zavěšování).....	42
5	Výsledky.....	44
5.1	Opakovatelnost performančních testů.....	44
5.2	Ověření vhodnosti performančních testů	44
5.3	Test síly stisku čelistí	45
5.4	Test vytrvalosti	57
6	Diskuze.....	60
6.1	Vliv hybridizace na fitness u mezidruhových a vnitrodruhových hybridů	60
6.2	Rozdíly v síle stisku čelistí mezi morfotypy <i>E. macularius</i>	67
6.3	Vliv domestikace na performanci	68
7	Závěr.....	69
8	Literatura	70
9	Přílohy	80
9.1	Příloha A: Závislost maximální síly stisku čelistí na formě (V, B, VxB)	80
9.2	Příloha B: Závislost maximální síly stisku čelistí na formě (V, EA, MxA, Mx(MxA)) 82	
9.3	Příloha C: Závislost maximální síly stisku čelistí na formě (V, LAB).....	84

Obrázky a grafy

Obr. 1 Schéma ekomorfologického paradigmatu, vztahu mezi morfologií, performancí a fitness. (S. J. Arnold 1983)	21
Obr. 2 Vyčlenění chování jako samostatného faktoru z morfologie a doplnění schématu o habitat, který ovlivňuje všechny úrovně vztahu morfologie, performance i chování. Přidány byly i interspecifické interakce (Garland a Losos 1994).....	22
Obr. 3 Geografické rozšíření <i>E. macularius</i> (Seufer et. al 2005).....	29
Obr. 4 Fylogenetický vztah mezi formami druhu <i>E. macularius</i> a druhem <i>E. angramainyu</i> a sekvenční divergence 12S a 16S mtDNA (Starostová 2004)	30
Obr. 5 Geografické rozšíření <i>E. angramainyu</i> (Saufe et. al 2005)	31
Obr. 6 Velká forma <i>E. macularius</i> (Foto: Jitka Jančúchová-Lásková).....	34
Obr. 7 Bílá forma <i>E. macularius</i> (Foto: Jitka Jančúchová-Lásková).....	34
Obr. 8 <i>E. angramainyu</i> (Foto: Jitka Jančúchová-Lásková).....	34
Obr. 9 Hybrid mezi <i>E. macularius</i> a <i>E. angramainyu</i> (Foto: Jitka Jančúchová-Lásková)	35
Obr. 10 SVL	35
Obr. 11HL.....	36
Obr. 12 HW	36
Obr. 13 TW.....	36
Obr. 14 Přístroj pro měření síly stisku čelistí: 1. převodník analogového signálu, 2. regulátor odporu, 3. regulátor rozevření plošinek, 4. plastové plošinky pro skus.	37
Obr. 15 Gekončík s rozevřenými čelistmi připravený na skus.....	38
Obr. 16 Přiložení gekončíka k plošinkám a jejich skus.....	38
Obr. 17 Dřevěný rám s možností výměny mřížky	39
Obr. 18 Mřížka uzavřená v dřevěném rámu	39
Obr. 19 Gekončík zavěšený na kovové mřížce	40
Obr. 20 Graf průměrů a 95% konfidenčních intervalů pro maximální sílu stisku pro všechny testované jedince, červená značí první přiložení ke kousadlu, zelená značí druhé přiložení ke kousadlu, modrá značí třetí přiložení ke kousadlu.....	44
Obr. 21 Graf závislosti délky závěsu na sezení u všech testovaných jedinců.....	45
Obr. 22 Závislost síly stisku čelistí na formě po odfiltrování vlivu velikosti hlavy (lnHL, logaritmovaná).	46

Obr. 23 Závislost síly stisku čelistí na formě po odfiltrování vlivu velikosti hlavy (lnHL, logaritmovaná).	47
Obr. 24 Závislost síly stisku čelistí na formě po odfiltrování vlivu velikosti hlavy (lnHL, logaritmovaná).	48
Obr. 25 Graf pro všechny pokusované jedince bez ohledu na formu. Závislost maximální síly stisku čelistí na velikosti hlavy (lnHL, logaritmovaná). $F_{1,786} = 228.84, p < 0.00001, b = 0.970895431 \pm 0,064181$	49
Obr. 26 Závislost residuální síly stisku čelistí na formě	50
Obr. 27 Závislost predikované síly stisku čelistí na formě po odstranění vlivu velikosti hlavy (HL).	52
Obr. 28 Závislost predikované síly stisku čelistí samic na formě po odstranění vlivu velikosti hlavy (HL).....	53
Obr. 29 Závislost Body Mass Indexu (BMI) na formě.	55
Obr. 30 Závislost residuální hodnoty šířky ocasu (resTW) na formě.	56
Obr. 31 Závislost maximální doby zavěšení na formě po odfiltrování vlivu velikosti těla (SVL).	57
Obr. 32 Závislost maximální doby zavěšení na formě po odfiltrování vlivu Body Mass Indexu (BMI)	59

Tabulky

Tabulka 1 Rozložení počtu jedinců mezi jednotlivé druhy, formy a hybridy s ohledem na zastoupení samců a samic ve skupině.	38
Tabulka 2 Rozložení počtu jedinců mezi jednotlivé formy <i>E. macularius</i> a jejich hybridy s <i>E. angramayniu</i> s ohledem na zastoupení samců a samic ve skupině.	40
Tabulka 3 Post-hoc Dunnettův test závislost maximální síly stisku na formě po odfiltrování vlivu velikosti hlavy (lnHL, logaritmovaná) (červeně jsou znázorněny signifikantní výsledky)	46
Tabulka 4 Post-hoc Dunnettův test závislost maximální síly stisku na formě po odfiltrování vlivu velikosti hlavy (lnHL, logaritmovaná) (červeně jsou znázorněny signifikantní výsledky)	47
Tabulka 5 Post-hoc Dunnettův test závislost maximální síly stisku na formě po odfiltrování vlivu velikosti hlavy (lnHL, logaritmovaná) (červeně jsou znázorněny signifikantní výsledky)	48
Tabulka 6 Všechna data vstupující do regresní analýzy byla transformována do logaritmické stupnice. BF (síla stisku); HW (šířka hlavy); HL (délka hlavy); přepona ($a^2 + b^2 = c^2$, kde $a = HL$ a $b = HW$) ($a^2 + b^2 = c^2$; SVL (délka těla).	49
Tabulka 7 Post-hoc Dunnettův test závislost residuálu maximální síly stisku na formě (červeně jsou znázorněny signifikantní výsledky)	50
Tabulka 8 Analýza regrese závislosti síly stisku čelistí na délce hlavy pro jednotlivé formy. N značí počet hodnot vstupujících do analýzy. Pro každého jedince do analýzy vstupují tři hodnoty (maximální síly stisku za sezení). Počet jedinců je tedy roven $N/3$	51
Tabulka 9 Post-hoc Dunnettův test závislost predikované síly stisku na formě po odfiltrování vlivu velikosti hlavy (HL) (červeně jsou znázorněny signifikantní výsledky)	52
Tabulka 10 Analýza regrese závislosti síly stisku čelistí na délce hlavy pro samice jednotlivých forem. N značí počet hodnot vstupujících do analýzy. Pro každého jedince do analýzy vstupují tři hodnoty (maximální síly stisku za sezení). Počet jedinců je tedy roven $N/3$. Samice EA nejsou do analýzy zahrnuty z důvodu nedostatečného počtu jedinců (v datasetu je jen 1 samice).	53
Tabulka 11 Post-hoc Dunnettův test závislost predikované síly stisku čelistí samic na formě po odfiltrování vlivu velikosti hlavy (HL) (červeně jsou znázorněny signifikantní výsledky)	54
Tabulka 12 Koeficienty GLM modelu (vysvětlovaná proměnná maximální síla stisku, logaritmovaná), vysvětlující proměnné: délka hlavy (lnHL), pohlaví (sex) a jejich interakce. Porovnáváno vůči síle stisku čelistí u samic.	54
Tabulka 13 Post-hoc Dunnettův test závislost Body Mass Indexu (BMI) na formě (červeně jsou znázorněny signifikantní výsledky)	55

Tabulka 14 Post-hoc Dunnettův test závislost residuální hodnoty šířky ocasu (resTW) na formě (červeně jsou znázorněny signifikantní výsledky).....	56
Tabulka 15 Post-hoc Dunnettův test závislost maximální doby zavěšení na formě po odfiltrování vlivu velikosti těla (SVL)	57
Tabulka 16 Koeficienty redukováného GLM modelu (vysvětlovaná proměnná délka zavěšení, logaritmovaná) pro jednotlivé formy-B (Bílá), LAB (Laboratorní), MxA (F1 hybrid <i>E. macularius</i> a <i>E. angramayniu</i>), Mx(MxA) (BC hybrid <i>E. macularius</i> a <i>E. angramayniu</i>), VxB (F1 hybrid forem <i>E. macularius</i>) a v interakci s Body Mass Indexem (BMI). Červeně jsou označeny hodnoty na hladině $P < 0.1$	58
Tabulka 17 Post-hoc Dunnettův test závislosti maximální doby zavěšení na formě po odfiltrování vlivu Body Mass Indexu (BMI)	59
Tabulka 18 Výsledky testu ANOVA (vysvětlovaná proměnná maximální síla stisku, logaritmovaná) pro formy: B (Bílá), V (Velká), VxB (F1 hybrid) v závislosti na délce těla (SVL, logaritmovaná) s šetřením na náhodný efekt identity jedince (ID).....	80
Tabulka 19 Koeficienty GLM modelu (vysvětlovaná proměnná maximální síla stisku, logaritmovaná) pro formy: B (Bílá), V (Velká), VxB (F1 hybrid) v závislosti na délce těla (SVL, logaritmovaná). Porovnáváno vůči síle stisku velké formy.	80
Tabulka 20 Výsledky testu ANOVA (vysvětlovaná proměnná maximální síla stisku, logaritmovaná) pro formy: B (Bílá), V (Velká), VxB (F1 hybrid) v závislosti na délce hlavy (HL, logaritmovaná) s šetřením na náhodný efekt identity jedince (ID).....	80
Tabulka 21 Koeficienty GLM modelu (vysvětlovaná proměnná maximální síla stisku, logaritmovaná) pro formy: B (Bílá), V (Velká), VxB (F1 hybrid) v závislosti na délce hlavy (HL, logaritmovaná). Porovnáváno vůči síle stisku velké formy.	81
Tabulka 22 Výsledky testu ANOVA (vysvětlovaná proměnná maximální síla stisku, logaritmovaná) pro formy: B (Bílá), V (Velká), VxB (F1 hybrid) v závislosti na šířce hlavy (HW, logaritmovaná) s šetřením na náhodný efekt identity jedince (ID).....	81
Tabulka 23 Koeficienty GLM modelu (vysvětlovaná proměnná maximální síla stisku, logaritmovaná) pro formy: B (Bílá), V (Velká), VxB (F1 hybrid) v závislosti na šířce hlavy (HW, logaritmovaná). Porovnáváno vůči síle stisku velké formy.	81
Tabulka 24 Výsledky testu ANOVA (vysvětlovaná proměnná maximální síla stisku, logaritmovaná) pro formy: V (Velká), EA (<i>E. angramayniu</i>), MxA (F1 hybrid), Mx(MxA) (BC hybrid) v závislosti na délce těla (SVL, logaritmovaná) s šetřením na náhodný efekt identity jedince (ID).	82

Tabulka 25 Koeficienty GLM modelu (vysvětlovaná proměnná maximální síla stisku, logaritmovaná) pro formy: V (Velká), EA (<i>E. angramayniu</i>), MxA (F1 hybrid), Mx(MxA) (BC hybrid) v závislosti na délce těla (SVL, logaritmovaná). Porovnáváno vůči síle stisku velké formy.	82
Tabulka 26 Výsledky testu ANOVA (vysvětlovaná proměnná maximální síla stisku, logaritmovaná) pro formy: V (Velká), EA (<i>E. angramayniu</i>), MxA (F1 hybrid), Mx(MxA) (BC hybrid) v závislosti na délce hlavy (HL, logaritmovaná) s šetřením na náhodný efekt identity jedince (ID).	82
Tabulka 27 Koeficienty GLM modelu (vysvětlovaná proměnná maximální síla stisku, logaritmovaná) pro formy: V (Velká), EA (<i>E. angramayniu</i>), MxA (F1 hybrid), Mx(MxA) (BC hybrid) v závislosti na délce hlavy (HL, logaritmovaná). Porovnáváno vůči síle stisku velké formy.	83
Tabulka 28 Výsledky testu ANOVA (vysvětlovaná proměnná maximální síla stisku, logaritmovaná) pro formy: V (Velká), EA (<i>E. angramayniu</i>), MxA (F1 hybrid), Mx(MxA) (BC hybrid) v závislosti na šířce hlavy (HW, logaritmovaná) s šetřením na náhodný efekt identity jedince (ID).	83
Tabulka 29 Koeficienty GLM modelu (vysvětlovaná proměnná maximální síla stisku, logaritmovaná) pro formy: V (Velká), EA (<i>E. angramayniu</i>), MxA (F1 hybrid), Mx(MxA) (BC hybrid) v závislosti na šířce hlavy (HW, logaritmovaná). Porovnáváno vůči síle stisku velké formy.	83
Tabulka 30 Výsledky testu ANOVA (vysvětlovaná proměnná maximální síla stisku, logaritmovaná) pro formy: V (Velká), LAB (laboratorní) v závislosti na délce těla (SVL, logaritmovaná) s šetřením na náhodný efekt identity jedince (ID).	84
Tabulka 31 Koeficienty GLM modelu (vysvětlovaná proměnná maximální síla stisku, logaritmovaná) pro formy: V (Velká), LAB (laboratorní) v závislosti na délce těla (SVL, logaritmovaná). Porovnáváno vůči síle stisku velké formy.	84
Tabulka 32 Výsledky testu ANOVA (vysvětlovaná proměnná maximální síla stisku, logaritmovaná) pro formy: V (Velká), LAB (laboratorní) v závislosti na délce hlavy (HL, logaritmovaná) s šetřením na náhodný efekt identity jedince (ID).	84
Tabulka 33 Koeficienty GLM modelu (vysvětlovaná proměnná maximální síla stisku, logaritmovaná) pro formy: V (Velká), LAB (laboratorní) v závislosti na délce hlavy (HL, logaritmovaná). Porovnáváno vůči síle stisku velké formy.	85

Tabulka 34 Výsledky testu ANOVA (vysvětlovaná proměnná maximální síla stisku, logaritmovaná) pro formy: V (Velká), LAB (laboratorní) v závislosti na šířce hlavy (HW, logaritmovaná) s šetřením na náhodný efekt identity jedince (ID).....	85
Tabulka 35 Koefficienty GLM modelu (vysvětlovaná proměnná maximální síla stisku, logaritmovaná) pro formy: V (Velká), LAB (laboratorní) v závislosti na šířce hlavy (HW, logaritmovaná). Porovnáváno vůči síle stisku velké formy.	85

1 Úvod

Hybridizace je v rámci taxonu šupinatých plazů (Squamata) obvyklým jevem, ať už na úrovni poddruhové, druhové nebo rodové. Informace o hybridizačních událostech pocházejí jak z přírody, tak i ze zajetí. Hybridizace byla podle studie Jančúchové-Láskové et al. (2015a) zaznamenána u 94 párů geneticky odlišných druhů šupinatých plazů. Nejvíce hybridizujících druhů najdeme ve skupině Lacertoidea (52 párů) a Iguania (30 párů), méně pak ve skupině Gekkota (8 párů) a Scincoidea (4 páry). Na základě rozdílů v mitochondriálním genomu, bylo dokonce zjištěno, že ještěři (Sauria) jsou schopni tvořit hybridy i mezi poměrně fylogeneticky vzdálenými skupinami (Karl et al. 1995) v porovnání s jinými obratlovci, jako jsou například ptáci či savci (Prager a Wilson 1975). Ačkoliv údaje o hybridizaci najdeme napříč šupinatými plazy, prací, které by se zabývaly měřením parametrů fitness a diskuzí, jaký vliv by mohla hybridizace mít na fitness takových jedinců, je poměrně malé množství (Jančúchová-Lásková et al. 2015a). Tento problém se netýká pouze taxonu Squamata. Obecně se soudí, že je zapotřebí mít více studií, které by se zabývaly vlivem hybridizace na fitness dlouhodobě po několik generací či sledovaly více parametrů fitness u vybrané skupiny organismů najednou (Barton a Hewit 1995).

Jednou z dlouhodobějších studií je diplomová a posléze i dizertační práce Jitky Jančúchové-Láskové (2008, 2017), která se věnuje tématu hybridizace a jejímu vlivu na fitness hybridů u gekončků rodu *Eublepharis*. Práce se zabývala experimentálním křížením druhů *Eublepharis macularius* s *Eublepharis angramainyu* a křížením třech morfologicky odlišných forem *E. macularius* (velké, bílé a tmavé). Sledováno bylo několik parametrů, které ovlivňují fitness jedinců. Jednalo se o procento vylíhnutých mláďat a jejich růstové křivky, životaschopnost a plodnost u první generace (F1), druhé generace (F2) a zpětné generace (BC, back cross) hybridů. V rámci mezidruhového křížení *E. macularius* s *E. angramainyu* i křížení jednotlivých forem druhu *E. macularius* se ukazuje, že mohou vznikat plodní a životaschopní hybridy. Na základě rozdílů v růstu, morfologii a případně zbarvení se hybridy odlišují od rodičovských druhů a často vůči nim vykazují intermediální znaky v těchto parametrech. V důsledku vzniku nových genotypů prostřednictvím hybridizace mohou být tyto hybridy lépe přizpůsobeni danému prostředí či mohou být schopni obsadit novou niku odlišnou od té v níž žije rodičovská populace.

Zdali nově získané vlastnosti mohou vést k vyšší fitness by se dalo otestovat prostřednictvím performančních testů. Tyto testy hledají maximální hodnoty, kterých jsou živočichové schopni dosáhnout v nejrůznějších fyzických aktivitách jako je například rychlost běhu, vytrvalost, síla stisku čelistí či délka skoku (Garland a Losos 1994). Sexuální i přirozená selekce často působí silněji na performanci živočichů než na jejich morfologii. Sledování hodnot

performance, nám proto může pomoci při hledání odpovědi na otázku, jak dobře je daný živočich přizpůsobený prostředí, ve kterém žije (Irschick et al. 2008).

Tato diplomová práce se bude zabývat měřením performance a jejímu potenciálnímu vlivu na fitness gekončků. K tomuto účelu budou použity dva typy performančních testů. Jednak standardizovaný test měřící maximální sílu stisku čelistí, a jednak test vytrvalosti (Garland a Losos 1994; Herrel et al. 2005). Pro měření vytrvalosti u plazů bude navržen nový test, ve kterém by byli gekončci ochotni více spolupracovat, než u běžně používaných vytrvalostních testů sestávajících obvykle z pohyblivého pásu (treadmill) (Huey et al. 1984; Cullum 1997, Van Damme a Verwajen 2008). K otestování vlivu performance na fitness budou využiti gekončci rodu *Eublepharis*. Konkrétně se bude jednat o druhy *Eublepharis macularius*, *E. angramainyu* a jejich hybridy, kteří vznikli experimentálním křížením těchto rodičovských druhů nebo morfologicky odlišných forem *E. macularius*. Tím tato práce bude navazovat na předcházející studie Jitky Jančúchové-Láskové. Výsledné naměřené hodnoty performance budou sloužit ke stanovení vlivu hybridizace na fitness těchto jedinců a dále také k diskuzi, jaké ekologické konsekvence by se od toho mohly odvíjet. Mimo to bude měření performance sloužit i k ověření hypotézy existence více alopatrických populací gekončika nočního v přírodě. V neposlední řadě dojde také k ověření hypotézy, zdali se u gekončků chovaných dlouhodobě v zajetí projevuje efekt domestikace či nikoli.

2 Literární přehled

2.1 Definice fitness

Fitness můžeme definovat jako schopnost organismů předat své geny do další generace a můžeme ji odhadovat z počtu potomků, které po sobě daný jedinec zanechá. Vlastnosti, které přispívají ke zvyšování šance, že po sobě organismus zanechá potomky, se mohou lišit v závislosti na podmínkách, ve kterých se organismus nachází (Flegr 2005). Stanovení výsledné fitness probíhá na základě měření jejích korelátů. Mezi koreláty řadíme například vlastnosti ovlivňující úspěšnost v pohlavním výběru (např. plodnost, životaschopnost) či faktory ovlivňující úspěšnost antipredačních strategií (např. rychlý či vytrvalý běh, krypsa) (Arnold 1983).

2.2 Hybridizace a její vliv na fitness hybridů

Hybridizace je proces, při kterém dochází ke křížení jedinců mezi dvěma nebo několika skupinami populací za vzniku hybridů, obvykle v zóně kontaktu populací tzv. hybridní zóně. Daní jedinci musí být odlišitelní na základě alespoň jednoho dědičného znaku (Harrison 1990) a měli by být schopni produkovat životaschopné a alespoň částečně fertlní potomstvo (Arnold 1997). Jedná se o opodstatněný předpoklad, jestliže se chceme zabývat otázkou, jaký dopad má mezidruhové křížení na další vývoj takovéto populace a fitness vzniklých hybridů.

Přestože hybridizace může na jedné straně vést ke snížení diverzity prostřednictvím splývání populací, na straně druhé může fungovat jako tvořivá síla a být zdrojem evolučních novinek, speciace či adaptivní radiace (Seehausen 2004; Mallet 2005; Abbott et al. 2013). Odhaduje se, že hybridizaci podléhá až 25 % rostlinných druhů a až 10 % živočišných druhů (Mallet 2005) a počet nalezených hybridních populací se zejména díky technologickému pokroku v oblasti molekulárně genetických metod každým rokem zvyšuje (Rieseberg et al. 2000; Goulet 2017).

Samotný vznik nového druhu hybridizací je umožněn následujícími mechanismy. K okamžitému vytvoření hybridní linie může dojít zvýšením ploidie genomu nebo přeměnou reprodukčního módu na unisexuální (Dowling a Secor 1997). Naopak relativně pomalým procesem je vznik druhu rekombinací genomů rodičovských druhů nazývaný v literatuře jako introgrese či introgresivní hybridizace případně jako homoploidní speciace (Dowling a Secor 1997; Barton et al. 2001; Seehausen 2004). Tento proces vyžaduje oddělení hybridů od rodičovských druhů po dostatečně dlouhou dobu, proto aby mohlo dojít k vytvoření takových genetických rozdílů, které zajistí vznik dostatečně silné reprodukčně izolační bariéry (Dowling a Secor 1997). Vzniklí hybridi jsou často charakterizováni intermediárním charakterem znaků obou ancestrálních populací, zvýšenou heterozygotností v jaderných genových lokusech nebo výskytem polyploidie (Dowling a Secor 1997; Rieseberg et al. 2000). Se zvýšenou

heterozygotností souvisí u hybridních druhů efekt heteroze, který je obecně asociován se zvýšením vitality hybridních druhů (např. plodnosti, přežívání, růstu atd.) (Allendorf a Leary 1986)

Dřívějším předpokladem bylo, minimálně v živočišné říši, že fitness hybridů bude vůči rodičovským druhům snižena z důvodu nižší plodnosti, sterility či rozpadu hybridního genomu a dříve či později dojde prostřednictvím přírodní selekce k vyloučení těchto jedinců z populace (Barton a Hewit 1985; Burke a Arnold 2001). S narůstajícím zájmem o toto téma se však začalo ukazovat, že takto mohou vznikat i hybridy s rovnocennou či vyšší fitness, než mají rodičovské druhy (Arnold a Hodges 1995; Arnold 2006; Arnold a Martin 2010; Arnold et al. 2012). S tím je spojen i vznik nových transgresivních fenotypů (Stelkens a Seehausen 2009; Dittrich-Reed a Fitzpatrick 2013; Nichols et al. 2015), které jsou u hybridů poměrně běžným jevem a mohou vést k úspěšnému osídlení nových prostředí (Rieseberg et al. 2003) a obsazení rozdílných prostorových, časových či potravních nik, než jaké obývají rodičovské druhy (Grant & Grant 1996; Seehausen 2004). Případně se může jednat o úspěšnější soupeření s predátory či obhajobu teritoria (Rosenfield a Kodric-Brown 2003; Robbins et al. 2010). Změny v morfologii či fyziologii živočichů by se mohly následně promítnout i do performančních kapacit hybridních druhů a zvýhodňovat je v kompetici s rodičovskými druhy.

Vytrvalost je jedna z mála typů performancí, ve smyslu whole-animal performance, která se studuje ve větší míře v souvislosti s hybridizací. Obvykle je zkoumána u hybridů, kteří vznikají křížením původního a zavlečeného druhu a sleduje se jejich schopnost šířit se prostředím a jejich potenciál obsadit tato prostředí na úkor původního druhu.

U hybridů mezi dvěma druhy axolotlů *Ambystoma tigrinum mavortium* a *Ambystoma californiensis* (čeleď: Ambystomatidae) byly naměřeny nejvyšší hodnoty vytrvalosti pro hybridy F1 generace (o něco nižší i u BC hybridů). Podle autorů článku by to mohlo naznačovat schopnost těchto hybridů se šířit na poměrně velké vzdálenosti a zasahovat do dalších čistých populací původního druhu *A. californiensis* (Johnson et al. 2010). Podobné výsledky byly nalezeny i u dvou druhů pstruhů *Oncorhynchus clarkii bouvieri* a *Oncorhynchus mykiss* (čeleď: Salmonidae). Jejich hybridy mají sice intermediární morfologii těla, ale plaveckou výdrž mají srovnatelnou s invazním druhem *O. mykiss* s vyšší vytrvalostní kapacitou. Tato vlastnost by hybridům mohla umožnit být úspěšnějšími v daném prostředí než původní druh *O. clarkii bouvieri* (Seiler a Keeley 2007).

Srovnatelnou či vyšší fitness najdeme i u hybridních jedinců vzniklých křížením dvou druhů mečovek *Xiphophorus birchmani* a *Xiphophorus malinche* (čeleď: Poeciliidae). Tito hybridy vykazují kromě vyšší plavecké výdrže i vyšší akcelerace při testu rychlého startu v porovnání s rodičovskými druhy. Hybridní samci jsou navíc přednostně preferováni samičkami rodičovských druhů na úkor konspicifických partnerů (Johnson et al. 2014).

F1 a BC generace hybridů mezi dvěma druhy halančikovců *Cyprinodon variegatus* a *Cyprinodon pecosensis* (čeleď: Cyprinodontidae) také vykazují vyšší vytrvalost než alespoň jeden z rodičů, v tomto případě původní druh *C. pecosensis*. Mimo to byl u F1 hybridů zaznamenán rychlejší růst v porovnání s *C. pecosensis*. Hybridům to přináší výhodu v časnějším dosažení dospělosti a dřívějším zapojení se do reprodukce. Navíc jsou hybridy F1 generace úspěšnější v zisku teritorií a přístupu k samicím. Samotný vznik hybridů je podpořen také tím, že samice *C. pecosensis* má určité vizuální preference pro samce *C. variegatus* i za přítomnosti konspecifického partnera. Hybridy se proto velmi rychle šíří skrze místa výskytu *C. pecosensis* a dokonce jejich areál výskytu přesahují. (Rosenfield a Kodric-Brown 2003; Rosenfield et al. 2004).

Dalším druhem, který rovněž přesahuje areál výskytu rodičovských druhů je triploidní partenogenetický hybrid *Heteronotia binoei* (čeleď: Gekkonidae). Dokonce se jedná o vůbec největší známý areál výskytu ze všech partenogenetických obratlovců (Strasburg a Kearney 2005) a to i přesto, že má sníženou plodnost a mláďata se častěji líhnou s vývojovými vadami (Kearney a Shine 2004; Kearney a Shine 2005). Kromě možné dvojnásobné výhody unisexuálního rozmnožování, zde zřejmě hraje ve prospěch hybridů fakt, že u nich byla naměřena vyšší vytrvalostní kapacita. V testech se dále ukázalo, že hybridy jsou schopni pohybu za nízkých teplot v porovnání s rodičovskými druhy, což by mohlo sloužit k omezení překrývání nik hybridů a rodičovských druhů a tím ke snižování kompetice mezi těmito druhy (Kearney et al. 2005). Areál výskytu přesahující rodičovské druhy byl zaznamenán i u unisexuální ještěrky druhu *Darevskia dahli* (čeleď: Lacertidae) (Tarkhnishvili et al. 2010). Je otázkou, jestli by se mohlo jednat o podobný případ jako u *H. binoei*.

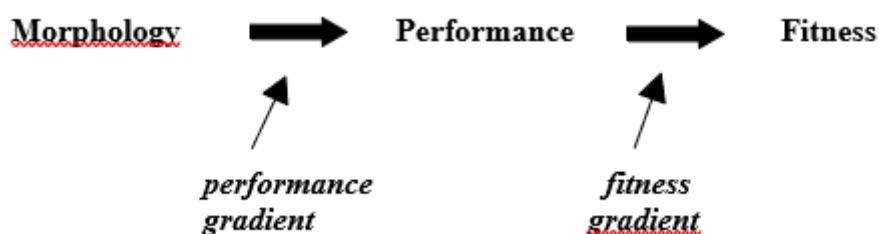
Ve studii Cullum (1997) u partenogenetických plazů rodu *Cnemidophorus* naopak nebyly nalezeny žádné signifikantní rozdíly v měřených proměnných (rychlost sprintu, fyzické vypětí, standardní metabolické hodnoty a ztráty vody v důsledku evaporace) v porovnání s rodičovskými druhy, s výjimkou vytrvalosti, která byla u partenogenetických druhů snižena. Pozitivní vliv hybridizace na performanci nebyl nalezen ani u asexuálních hybridů vzniklých křížením dvou druhů střevlí *Phoxinus neogaeus* a *Phoxinus eos* (čeleď: Cyprinidae). Hybridy v opakovaném plaveckém testu vykazovali horší hodnoty než alespoň jeden z rodičovských druhů (Mee et al. 2011)

2.3 Performance

Živočichové žijí na Zemi v nejrůznějších prostředích a pro život v nich jsou obvykle specificky přizpůsobeni, resp. mají takové adaptace (př. morfologické, fyziologické, ekologické), které jim umožňují co nejlépe nakládat s energií a vykonávat pro ně podstatné úkony, a tak maximalizovat svoji fitness. Performance je vlastně jakýsi spojovací článek mezi organismem a jeho prostředím.

Také často určuje reprodukční úspěch a schopnost přežívání živočichů (Irschick et al. 2008). Ať už se jedná například o lokomoční performanci či sílu stisku čelistí, mají společnou jednu věc, a to, že podléhají široké škále selekčních tlaků od zisku potravy, přes predaci, po souboje samců či zisk partnera.

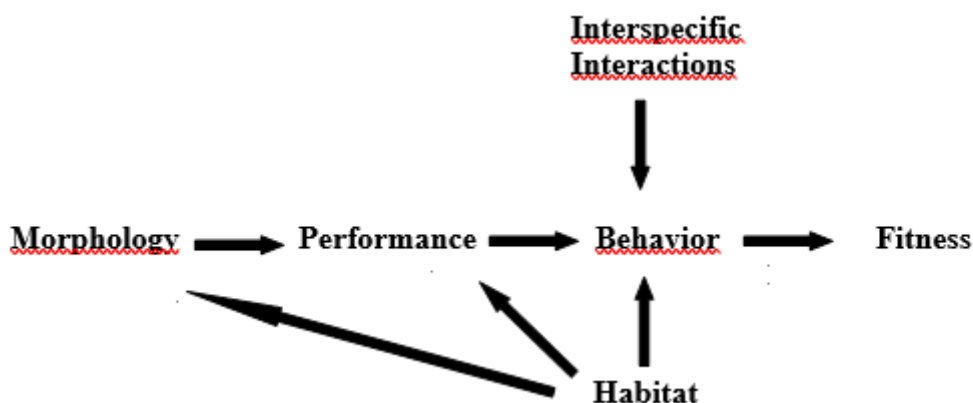
Performance byla definována v roce 1983 S. J. Arnoldem jako schopnost organismu vykonávat relevantní úlohy, které mají vliv na fitness organismu. S. J. Arnold také jako první navrhl teoretický rámec, podle kterého bychom se měli řídit při získávání a následném zpracovávání informací, jak morfologie ovlivňuje výslednou fitness živočicha. Jako pojem morfologie se v tomto kontextu obvykle míní nejenom tělesné rozměry živočicha, ale i jeho fyziologické parametry a chování. Performanci samotnou pak využíváme jako propojovací článek pro kvantifikování vztahu morfologie-fitness.



Obr. 1 Schéma ekomorfoloického paradigmatu, vztahu mezi morfologií, performancí a fitness. (S. J. Arnold 1983)

V rámci paradigmatu „morfologie-performance-fitness“ (Obr. 1) nejprve sledujeme, jaký vliv má morfologie na performanci jedince, tzv. performanční gradient (např. jak morfologie živočicha ovlivní rychlost běhu, jeho vytrvalost, přilnavost k povrchu či sílu stisku čelistí). Tato měření obvykle probíhají v laboratoři a hledají se maximální hodnoty, kterých jsou živočichové v daných úlohách schopni dosáhnout. Následně se zaměřujeme na kvantifikaci vztahu performance a fitness, tzv. gradientu fitness. Tento výzkum by měl probíhat v přirozeném prostředí živočicha a měli bychom být schopni určit komponenty fitness jako je přežívání a reprodukční úspěch.

Toto paradigma bylo posléze rozšiřováno o další proměnné, které mohou mít vliv na fitness živočichů, jimiž jsou habitat, chování či interspecifické interakce. Chování zde slouží jako jakýsi filtr mezi performancí organismu a přímým efektem přirozené či sexuální selekce (Obr. 2) (Garland a Losos 1994).



Obr. 2 Vyčlenění chování jako samostatného faktoru z morfologie a doplnění schématu o habitat, který ovlivňuje všechny úrovně vztahu morfologie, performance i chování. Přidány byly i interspecifické interakce (Garland a Losos 1994).

Vliv morfologie, respektive fyziologie skrze performanci na chování by se dal u plazů ilustrovat na vztahu mezi tělesnou teplotou a lokomocí. Bylo zjištěno, že při nízké tělesné teplotě dochází u plazů ke snížení lokomoce (Bennett 1980; Angilletta et al. 2002), což může při střetu s predátorem vést k volbě odlišné antipredační strategie. Při vyšší tělesné teplotě mohou plazi volit spíše únik před predátorem a při nízké tělesné teplotě se naopak mohou zdržovat poblíž úkrytu či spoléhat na krypsi (Diego-Rasilla 2003; Cooper 2003).

V posledních letech se přidává jako vlivný faktor i personalita organismu, která zřejmě úzce souvisí s tím, jak se daný jedinec bude v testu chovat. Personalita zvířat je definována jako rozdíly v chování, které jsou stabilní v čase a v různých kontextech (Réale et al 2007). Rozlišujeme dvě základní personalitní nastavení, a to shy a bold. Tyto dva typy personality by se měly projevovat odlišnou ochotou spolupracovat a měly by se lišit i v celkovém projevu v daném testu. Bold jedinci jsou oproti jedincům typu shy více odvážní a jsou ochotni více riskovat a vystavit se nebezpečí (Wilson et al. 1994). Bold jedinci mají zřejmě tendenci v performančních testech dosahovat vyšších výsledků než jedinci typu shy, kterým pravděpodobně v laboratorních podmínkách stačí reagovat pod maximální hodnotou (Careau a Garland 2012). V přirozených podmínkách by to například mohlo vést k volbě odlišné antipredační strategie, kdy by jedinci typu shy mohli zvolit pobyt poblíž úkrytu (López et al. 2005), a proto by nepotřebovali mít ani tak velkou výdrž a ani tak vysokou rychlost sprintu. Soudí se, že v důsledku podcenění vlivu personality na výsledky testů může docházet k jejich zkreslení (Carter et al. 2012).

2.3.1 Měření performance

Pro měření performance u obojživelníků a plazů se využívá nejrůznějších performančních testů, jejichž cílem je stanovit maximální funkční kapacitu organismu. Měření maximálních hodnot je důležité z toho důvodu, abychom byli schopni pozorovat rozdíly mezi jedinci, které se váží k jejich morfologii, fyziologii a fitness. Pokud by námi zadané úkoly nebyly dostatečnou výzvou

a testování jedinci nebyli dotlačeni ke svým limitům, mohlo by se stát, že hledaný vztah mezi morfologií, performancí a fitness by se jevil slabě či by se neukázal vůbec (Irschick et al. 2008). Mezi nejčastěji používané performanční testy patří měření maximální rychlosti a vytrvalosti, měření maximální délky skoku či maximální síly stisku čelistí (Garland a Losos 1994). S ohledem na využívané performanční testy v této diplomové práci se budu dále zaměřovat jen na podrobný popis měření vytrvalosti a měření síly stisku čelistí.

2.3.2 Měření vytrvalosti

Vztahu mezi vytrvalostí a morfologií, fyziologií či habitatem se věnuje o poznání méně pozornosti, než jiným lokomočním aktivitám jako je třeba rychlost. Některé práce ukazují, že se vytrvalost obecně zvyšuje s tělesnou hmotností (Garland 1984, 1987; Le Galliard a Ferriere 2008). Pokud byl u studované skupiny odstraněn efekt velikosti těla, ukázal se pozitivní vztah mezi vytrvalostí a množstvím srdeční a stehenní svaloviny (Garland 1984, 1987). Byl také nalezen vztah mezi vytrvalostí a tělesnou kondicí u vylihnutých mláďat a ročních jedinců ještěrky druhu *Lacerta vivipara* (čeleď: Lacertidae) (Le Galliard a Ferriere 2008). Jelikož je vytrvalost aerobní proces, studie se zaměřovaly i na vztah mezi vytrvalostí a maximální rychlostí metabolismu (maximal metabolic rate), pro něž byl také nalezen pozitivní vztah (Garland 1984, 1987; Clemente et al. 2009).

Měření maximální kapacity vytrvalosti u plazů se zkoumá v souvislosti s vyhledáváním potravy, při námluvách, v samčích soubojích a aktivitách spojených se sociální dominancí jako je obrana teritoria. V rámci vyhledávání potravy rozdělujeme druhy do dvou základních skupin, a to na „sit and wait foragers“ (ti, co na kořist číhají a přepadají ji ze zálohy) a na „active foragers“ (ti, co kořist aktivně hledají). Ukazuje se, že druhy s aktivním vyhledáváním potravy mají i vyšší vytrvalost než ti, co na ni číhají (Huey a Pianka 1981; Huey et al. 1984; Garland a Losos 1994; Garland 1999; Van Damme a Verwajen 2008). U druhů s aktivním vyhledáváním potravy je naopak často zaznamenávána snížená rychlost sprintu, což by naznačovalo jisté trade off mezi rychlostí a vytrvalostí. Tedy ti, kteří jsou vytrvalými běžci, jsou naopak horšími sprintery (Huey et al. 1984; Vanhooydonck et al. 2001). Nicméně ve studii u čtrnácti druhů severoamerických plazů z čeledi Phrynosomatidae nebylo žádné takové trade off nalezeno (De Albuquerque 2015).

Active foragers se oproti sit and wait foragers častěji pohybují v terénu, čímž se vystavují vyššímu riziku objevení predátorem (Huey a Pianka 1981). Vyšší vytrvalost by proto u aktivních lovců mohla hrát roli i v antipredační strategii. Pravděpodobnost predace se také liší v závislosti na tom, v jakém typu prostředí se živočichové vyskytují. Například jedinci druhu *Microlophus albemarlensis* (čeleď: Tropiduridae) žijící v otevřeném prostředí s řídkou vegetací a vyšším rizikem predace, měli vyšší vytrvalost, než jedinci žijící v prostředí s bohatou vegetací (Miles et al. 2001). Chování daných druhů může hrát v antipredační strategii také významnou roli.

Například některé druhy ještěrek z čeledi Lacertidae vyskytující se zejména v otevřených prostředích, čekají nehybně do poslední chvíle, než před predátorem prchnou. Při útěku pak těžší z rychlého sprintu a vytrvalostní kapacita je u nich relativně omezená (Vanhooydonck a Van Damme 2003).

Lokomoční performance hraje důležitou roli i v sociálním statutu samců. Výsledky studií ukazují, že dominantní samci vynikají nad submisivními samci jak ve sprintu, tak ve vytrvalosti (Garland et al. 1990; Robson a Miles 2000; Perry et al. 2004). Dominantní samci mnoha druhů jsou schopni kontrolovat a udržet ta nejlepší a nejvýhodnější teritoria či si získat a udržet nejvíce partnerů (Stamps 1977; Stamps a Krishnan 1998). Je zde proto spojitost mezi vyšší lokomoční performancí a potenciálně i vyšší fitness těchto jedinců (Haenel et al. 2003a, b). Zvýšená lokomoční performance a dominance je pravděpodobně ovlivněna hladinou testosteronu (Cooper et al. 1987; Klukowski et al. 1998; Sinervo et al. 2000). Zda samice preferují samce v závislosti na míře vytrvalosti a jejich schopnosti získat a udržet výhodná teritoria není zcela jasné, byť by to pro ně mohlo být teoreticky výhodné (Sinervo et al. 2000; Brandt 2003). Nicméně ve studii provedené u samic druhu *Anolis carolinensis* (čeleď: Dactyloidae), nebyl nalezen vliv vytrvalosti na samčí atraktivitu pro samice (Lailvaux a Irschick 2006).

Performanční testy pro stanovení maximální vytrvalosti u plazů obvykle sestávají z pohyblivého pásu, který je po stranách ohraničen tak, aby zvíře nemohlo pás opustit. Obecně se využívají dva typy arén. Buď se jedná o motorizovaný pohyblivý pás podobný tomu, se kterým se můžeme setkat ve fit centrech (např. Huey et al. 1984; Cullum 1997, Van Damme a Verwaijen 2008), nebo jde o pohyblivou kruhovou dráhu (Le Galliard et al. 2003; Le Galliard a Ferriere 2008). Pásky se vždy pohybují určitou konstantní rychlostí (např. 1 km/h). Modifikací těchto testů může být naklonění pohybující se plošiny či změna povrchového materiálu. K pohybu je testovaný jedinec obvykle vybuzen klepnutím tyčinkou na bázi ocasu (Garland a Losos 1994; Cullum 1997; Robson a Miles 2000) simulující útok predátora. Problémem při těchto měřeních je neochota zvířat pohybovat se stejnou rychlostí, jakou se pohybuje pás. Obvyklou technikou zvířat je náhlé zrychlení běhu a následné svezení se, což se může negativně promítnout do jejich energetických nákladů a následně i do vytrvalosti (Garland a Losos 1994). Dalším problémem může být to, že nevíme, jaká rychlost je maximální pro daný druh, což může vyústit v testování vytrvalosti pod zásadně jinými fyziologickými nároky (Garland a Else 1987). I přes tyto nedostatky se testy ukazují jako dobře opakovatelné (Garland a Else 1987; Robson a Miles 2000). Testy se hodnotí jako dobře opakovatelné, pokud je hodnota opakovatelnosti (R) vyšší než 0.37. Pro ektotermní živočichy se uvádí hodnota opakovatelnosti 0.24 (na základě výsledků meta-analýzy v Bell et al. 2009).

Vzhledem ke zkušenostem předchozích experimentátorů s neochotou gekončků spolupracovat při nucení k rychlému nebo vytrvalému běhu, jsme se rozhodli vyzkoušet zcela novou metodiku měření vytrvalosti u plazů. Nápad pro tuto metodiku pocházel z testu zavěšování u myši, ze kterého se obvykle stanovuje rovnováha, koordinace a svalová kondice (Bonetto et al. 2015). Tento test je založen na přirozeném chování myši, při kterém se zachytí mřížky a drží se až do vyčerpání svých sil. Myši byly v první fázi položeny na svrchní stranu mřížky zhruba 25 cm od povrchu. Tato vzdálenost byla zvolena jednak z důvodu, aby si myši při případném pádu neublížily, a jednak aby byly dostatečně motivovány k udržení se na mřížce. V druhé fázi se mřížka i s myši otočila o 180° a začalo samotné měření doby zavěšení. Každý jedinec opakoval test dvakrát až třikrát a v analýzách se poté využívala maximální délka zavěšení. Gekončici v přírodě překonávají různé překážky a může pro ně být výhodné udržet se po delší dobu např. na šikmé skalní stěně. Tato metodika se proto zdála jako zajímavý způsob, jak jedince vystavit extrémní situaci a změřit tak jejich vytrvalost prostřednictvím maximální doby zavěšení.

2.3.3 Měření síly stisku čelistí

Z dostupných studií vyplývá, že velikost těla i velikost hlavy společně s jejím tvarem jsou dobrými prediktory pro odhad síly stisku čelistí. Obvykle platí vztah, čím větší hlavu živočich má, tím je i jeho maximální síla stisku vyšší v porovnání s jedincem s hlavou menší (Herrel et al. 1999; Herrel et al. 2001a, b; Verwaijen et al. 2002; Henningsen a Irschick 2012; Sagonas et al. 2014; Dollion et al. 2017). Nejčastěji zmiňované rozměry hlavy predikující velikost síly stisku jsou délka hlavy, její šířka a její výška (Lappin et al. 2005; Herrel et al. 2007; Vanhooydonck et al. 2007). V některých pracích jsou ještě zaznamenávané rozměry jako je délka spodní čelisti (lower jaw length) či délky ramen páky čelisti (jaw out-lever, jaw in-lever), které mohou mít významný vliv na predikci síly stisku (Sagonas et al. 2014; Wittorski et al. 2016).

Vliv těchto rozměrů na predikci síly stisku se však může lišit druh od druhu. Například u druhů z čeledi Xenosauridae sílu stisku nejlépe predikuje výška (Herrel et al. 2001b) a u veleještěrky druhu *Gallotia galloti* (čeleď: Lacertidae) je to šířka a délka (Herrel et al. 1999). Ve studii Lappin a Husak (2005) naopak autoři našli jen slabé korelace mezi tvarem hlavy a silou stisku. To by mohlo naznačovat, že spíše než na velikost hlavy, bychom se měli dívat na vnitřní struktury hlavy a velikost, upevnění či strukturu čelistních svalů (Herrel et al. 1999, 2001 a, b; Herrel et al. 2007; Herrel et al. 2010). Například nárůst výšky hlavy je spojován se zvětšením prostoru pro čelistní svaly (jaw adductor muscles) a také se zvýšením fyziologické plochy průřezu svalů. Širší hlava naopak umožňuje upevnit více čelistních svalů. Délka hlavy může zřejmě vést jak ke snížení, tak ke zvýšení síly stisku. Výsledná hodnota síly stisku v tomto případě závisí na poměrech délek ramen páky čelistního systému (Herrel et al. 2001b).

Síla stisku čelistí ovlivňuje výběr a zpracování potravy, reakce na predátora a agresivní interakce mezi samci společně s obranou či udržením teritoria a ziskem partnera. Zvýšením síly stisku čelistí může dojít k rozšíření potravní nabídky, která se pro daného jedince či skupinu jedinců stává dostupnou. Větší síla stisku byla zjištěna při zahrnutí rostlinné potravy (Herrel et al. 1999, 2001a) a větší kořisti do jídelníčku živočicha (Herrel et al. 1996; Herrel et al. 1999; Herrel et al. 2006), byť to nemusí platit vždy (Sagonas et al. 2014). Rovněž tvrdost kořisti je pozitivně korelovaná s rozdíly v síle stisku čelistí a druhy zpracovávající tvrdší kořist mají i větší sílu stisku (Aguirre et al. 2003; Herrel et al. 2004; Herrel et al. 2006; Dollion et al. 2017). Rozdíly v síle stisku, v závislosti na typu zpracovávané potravy, najdeme i mezi samci a samicemi jednoho druhu, přičemž samci jsou obvykle ti, kteří zpracovávají tvrdší potravu (Verwaijen et al. 2002; Sagonas et al. 2014). Růst a dospívání mají také vliv na sílu stisku, protože zde dochází ke změnám v jídelníčku daných jedinců. Takováto změna v síle stisku a výběru preferované potravy může být účinným mechanismem, jak snížit vnitrodruhovou kompetici mezi samci, samicemi i mláďaty a minimalizovat tak překrývání nik, v nichž tito jedinci žijí (Herrel et al. 1999, 2001a; Verwaijen et al. 2002). Nemusí se nutně jednat o změnu typu potravy (živočišná vs. rostlinná) či možnost lovit větší kořist, ale výhoda může spočívat v účinnější manipulaci s potravou, kdy se při větší síle stisku snižuje doba, po kterou živočich kořist zpracovává (Verwaijen et al. 2002).

To by mohlo být výhodné z antipredačního hlediska, protože v tom případě se živočich nevystavuje riziku predace déle, než je nezbytně nutné (Verwaijen et al. 2002). Pokud by byl živočich objeven, mohla by být větší síla stisku výhodná jako obrana před predátorem (Márquez a Cejudo 2000). V antipredační strategii hrají významnou roli také výstražné signály, takže nejenom síla stisku čelistí, ale i schopnost dostatečně rozevřít čelisti může být vhodným způsobem, jak odradit predátora od útoku (Huyghe et al. 2005). S maximální silou stisku a velikostí těla je podle studie Baeckens (2019) spojena vokalizace u paještěrky druhu *Psammotromus algirus* (čeleď: Lacertidae), která by mohla sloužit jako čestný signál „bacha jsem velký a můžu hodně kousnout“.

Podobně jako tomu bylo v případě lokomoce, i zde najdeme spojitost mezi samčí dominancí a silou stisku čelistí, zejména u sexuálně dimorfních druhů. Dominantní jedinci mají obvykle větší hlavu a disponují vyšší silou stisku a ze soubojů častěji vycházejí jako vítězové (Lailvaux et al. 2004; Huyghe et al. 2005; Husak et al. 2006a; Lailvaux a Irschick 2007; Henningsen a Irschick 2012). To jim může přinášet výhodu při zisku či obraně teritoria, s čímž souvisí i dostupnost potravy a potenciálních partnerů (Huyghe et al. 2005; Lappin a Husak 2005; Husak et al. 2009; Herrel et al. 2010). Větší síla stisku může samci přinést i přímou výhodu před a při kopulaci, jelikož si mnoho druhů plazů při tomto aktu čelistmi přidržuje samici (Anderson

a Vitt 1990; Gvoždík a Van Damme 2003). Velikost síly stisku čelistí navíc nemusí být po celý rok stejná, ale může být ovlivněna sezónními změnami hladin testosteronu (Gowan et al. 2010).

Síla stisku čelistí se obvykle měří prostřednictvím speciálního přístroje. Nejčastěji jde o tzv. izometric force transducer, vyráběný firmou Kistler, který se s různými modifikacemi využívá pro měření síly stisku u celé škály obratlovcích druhů (Aguirre 2003; Herrel et al. 2005; Herrel a O'Reilly 2006; Van Daele et al. 2009). Celý pokus v zásadě sestává z přiložení testovaného subjektu k plošinkám, který se do nich zakousne a následně se ručně či prostřednictvím programu získají naměřené hodnoty síly skusu. Zejména u ektotermních živočichů, jako jsou plazi, je důležité znát optimální tělesnou teplotu testovaného druhu, protože každý druh vyžaduje trochu jiné teplotní podmínky a má jinou optimální tělesnou teplotu. Další důležitou součástí úspěšného testování je i motivovanost organismu ke skusu. Je proto vhodné, aby byl dostatečný časový odstup mezi krmením a měřením síly stisku čelistí. Když jsou testováni jedinci krátce po krmení, nejsou příliš ochotní v testu spolupracovat (Anderson et al. 2008).

2.4 Domestikace a její vliv na performanci

Podle Price (1999) je domestikace proces, během kterého se zvíře držené v zajetí přizpůsobuje člověku a podmínkám, jež pro ně vytvořil. Fenotyp domestikovaných zvířat je projevem genetických změn, které se hromadí v průběhu generací chovu v zajetí. Je také ovlivněn a tvarován prostředím, ve kterém živočich žije a rovněž jeho zkušenostmi, které získává v průběhu ontogeneze. Zvířata jsou domestikována z několika hlavních důvodů. Nejvýznamnějším z nich je získání nějakého živočišného produktu, typicky masa či kůže (Price 2002). K tomuto účelu se chovají i některé druhy plazů. V Latinské Americe je například oblíbené maso leguánů (*Iguana iguana*, *Iguana delicatissima*). Z krokodýlích farem se získává kůže a jako vedlejší produkt i maso (Hanotte et al. 2002). Dalšími důvody domestikace zvířat může být získání společníka (mazlíčka) či využití zvířete ve vědeckých studiích (Price 2002).

Domestikovaná zvířata společně sdílejí určité typy vlastností, které se dají nazvat jako domestikovaný fenotyp. Viditelný je zejména u savců, ale některé vlastnosti najdeme i u ptáků. Domestikovaná zvířata mají tendence být menší a mít kratší nohy či lebku než jejich divoce žijící předchůdci. Může se u nich vyskytovat změna v typu a barvě srsti či peří. Také u nich dochází k rychlejšímu vývoji a dříve dosahují pohlavní dospělosti. Dochází i ke změnám v chování těchto jedinců. Zejména ke snížení strachu z lidí a změnám v sociálním chování (př. snížení teritoriality či agrese) (Jensen 2014).

Změny v morfologii a fyziologii domestikovaných zvířat mohou vést ke změnám v jejich performanci. Performanci zřejmě významně ovlivňuje selekce na rychlý růst zvířat či nárůst svalové hmoty. Například u domestikovaných krocanů (Stover et al. 2018), kachen a kuřat (Duggan et al. 2015) dochází kvůli zvýšení svalové hmoty ke změnám v morfologii nohou či

posunu těžiště těla. Tyto změny mohou následně vést k horšímu manévrování v prostoru a k pomalejšímu a opatrnějšímu pohybu (Paxton et al. 2013). Populace pstruhů *Oncorhynchus mykiss* (čeleď: Salmonidae) selektovaná člověkem na rychlý růst má v porovnání s volně žijícími jedinci horší plavecké schopnosti (Reinbold et al. 2009) a také snížený reprodukční úspěch (Araki et al. 2007). Snížená plavecká performance byla zaznamenána i u juvenilních jedinců mořčáka evropského (čeleď: Moronidae) chovaného v zajetí (Handelsman et al. 2010). Důvodem pro snížení lokomoční performance mohou být i fyziologické či behaviorální změny. Naznačeno to bylo například v práci porovnávající rychlost sprintu a plaveckou výdrž u populace laboratorní myši a populace myši z volné přírody druhu *Mus domesticus* (čeleď: Muridae). V obou měřených aktivitách měla výrazně lepší výsledky populace pocházející z přírody (Dohm et al. 1996). Stejný důvod pro snížení rychlosti sprintu u populace chované v zajetí je uváděn u scinků rodu *Oligosoma* (Hare et al. 2012).

2.5 Eublepharidae

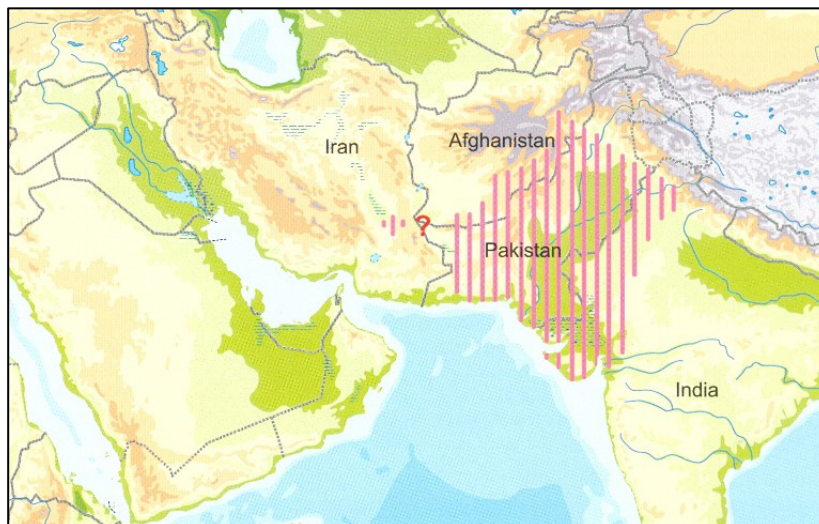
Čeleď Eublepharidae je monofyletickou skupinou a dříve byla považována za bazální skupinu sesterskou všem ostatním gekonům (Han et al. 2004). V novější práci Pyron et al. (2013) je skupina Eublepharidae sesterskou skupinám Sphaerodactylidae, Phyllodactylidae a Gekkonidae. Na bázi jsou nyní skupiny Carphodactylidae, Pygopodidae a Diplodactylidae. Rozdílné interpretace postavení čeledi Eublepharidae závisí na tom, zda se pro zařazení do systému využívají morfologické znaky či molekulární markery.

Čeleď Eublepharidae se dělí celkem na šest rodů. Jsou to: *Aeluroscalabotes*, *Coelonyx*, *Eublepharis*, *Goniurosaurus*, *Hemitheconyx* a *Holodactylus*. Samotný rod *Eublepharis*, který byl poprvé popsán britským zoologem Johnem Edwardem Grayem v roce 1827, dnes obsahuje druhy *E. angramainyu*, *E. fuscus*, *E. hardwickii*, *E. macularius*, *E. turcmenicus* (Grismer 1991, Seuffer et al. 2005) a *Eublepharis satpuraensis* (Mirza et al. 2014). Tyto gekončíky můžeme najít od východu Indie po jihovýchod Turecka. Od pravých gekonů se odlišují zejména přítomností očních víček, kožovitých obalů vajec a prsty, jež jsou zakončené drápky, které jim slouží k překonávání překážek (Seuffer et al. 2005).

Podle morfologických a molekulárních dat získaných v diplomové práci Zuzany Starostové (2004) jsou sesterskými skupinami druhy *E. macularius* a *E. turcmenicus*, jejich vzdálenějším příbuzným je *E. angramainyu*, a jako první se oddělil druh *E. hardwickii*. Tento výsledek potvrzuje práci Grismer (1991), kde byla příbuznost stanovena pouze na základě morfologických dat. Nově popsáný druh *Eublepharis satpuraensis* z pohoří Sátpurá z centrální Indie je na základě morfologických znaků patrně blízce příbuzný druhu *E. fuscus* (Mirza et al. 2014). Samotný druh *E. fuscus* je podle práce Starostová (2004) blízce příbuzný druhu *E. macularius*.

2.5.1 *Eublepharis macularius* Blyth 1854

E. macularius je rozšířen na východě a jihu Afghánistánu, Pákistánu a zasahuje až do severozápadní části Indie (Obr. 3). Najdeme ho zejména v suchých a kamenitých biotopech, ale některé jeho populace obývají i suché subtropické lesy a křoviny na jihu svého areálu rozšíření v blízkosti Arabského moře.

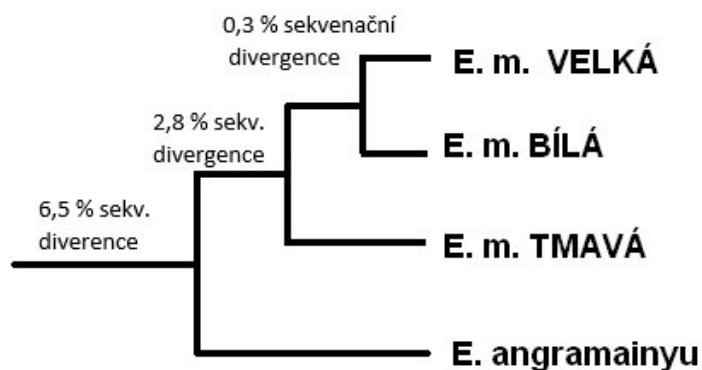


Obr. 3 Geografické rozšíření *E. macularius* (Seufer et. al 2005)

Předpokládá se proto, že v rámci areálu výskytu tohoto druhu existuje více alopatrických populací, které by se od sebe mohly odlišovat svojí ekologií (Seufer et al. 2005) a popřípadě i morfologickými parametry, které by odrážely míru přizpůsobení pro daný habitat. Na základě morfometrického měření (Lásková 2008) bylo zjištěno, že populace *E. macularius*, pocházející z několika různých importů z přírody, se dělí na tři odlišné morfotypy (velká forma, V; bílá forma, B; tmavá forma, T), které by potenciálně mohly být oněmi hledanými alopatrickými populacemi.

Tmavá forma je z těchto tří morfotypů nejmenší a bílá forma má podobnou velikost jako velká forma, která je naopak největší. Nicméně po odfiltrování vlivu velikosti těla se bílá forma významně liší délkou zadních končetin, což by mohlo vést k rozdílům v lokomoční performanci (Lásková 2008). Zejména se jedná o rychlost sprintu, kde obvykle pozitivně koreluje délka končetin s rychlostí pohybu (Bauwens et al. 1995; Irschick and Losos 1998, 1999; Goodman 2007; Goodman et al. 2008). Rozdíly mezi bílou a velkou formou najdeme i ve tvaru hlavy a potenciálně by mohly vést i k odlišné síle stisku čelistí. Tyto formy se také liší svojí schopností odolávat nemocem, konkrétně napadení parazitem rodu *Cryptosporidia*, k nimž jsou zřejmě nejnáchylnější jedinci tmavé formy a jako nejodolnější se jeví jedinci velké formy (Eva Landová, ústní sdělení).

Fylogenetickou příbuzností těchto forem se zabývala ve své práci Starostová (2004), kde na základě sekvenační divergence ribozomální mtDNA zjistila, že bílá a velká forma jsou si nejpříbuznější (0.3 %) a tmavá forma je od nich více vzdálena (2.8 %). Odlišnost druhu *E. macularius* od *E. angramainyum* byla stanovena na 6.5 % sekvenační divergence (obr. 4).



Obr. 4 Fylogenetický vztah mezi formami druhu *E. macularius* a druhem *E. angramainyu* a sekvenační divergence 12S a 16S mtDNA (Starostová 2004)

E. macularius se řadí mezi sexuálně dimorfní druhy. Samci dosahují maximální velikosti (SVL, snout to vent length = vzdálenost od rostra po kloaku) 137.8 mm. Samice jsou o něco menší a měří maximálně 128.7 mm. Samci mají vůči samicím relativně i absolutně větší hlavu a jsou teritoriální a agresivní při střetu s cizími samci (Kratochvíl a Frynta 2002). Velikost hlavy společně se silou stisku čelistí by v samčích soubojích mohla být klíčovým faktorem, který ovlivní výsledek této interakce ve prospěch jedince s větší hlavou a potenciálně i vyšší silou stisku čelistí a zvýhodní jej při zisku a udržení teritorií či samic (Lailvaux et al. 2004; Huyghe et al. 2005; Lappin a Husak 2005; Husak et al. 2006).

Teritorium si samci značí chemicky prostřednictvím prekloakálních pórů (Kratochvíl a Frynta 2002) a cizí samce stejně jako samice jsou schopni rozpoznávat díky vnímání feromonálních látek (Mason a Gutzke 1990; Steele a Cooper 1997). Samice agresivní nejsou, ale mohou na samce zaútočit, pokud nerespektuje jejich odmítavý postoj k páření. Prvky epigamního chování samce jsou nejprve vibrování ocasu ve vysoké frekvenci, posléze okusování samice, které obvykle začíná v oblasti ocasu a končí v oblasti za krkem. Následně se samec snaží získat přístup ke kloace, a jestliže je samice receptivní, nadzdvihne ocas a umožní samci kopulaci, která trvá v průměru 26 vteřin (Lásková 2008; Jančúchová-Lásková 2017).

Samičky kladou během sezóny několik invariantních snůšek dvou vajec s pevným tuhým obalem (Kratochvíl a Frynta 2006) a jsou schopny si uchovávat spermie po dlouhou dobu, a proto jim k oplození všech vajec stačí jen jedna kopulace. Mláďata se obvykle líhnou po 60 dnech inkubace (Seufer et al. 2005). Jejich pohlaví je určeno teplotou (TSD = temperature-dependent sex determination), přičemž samice se přednostně líhnou za nižších teplot (26–28 °C) a samci za teplot vyšších (32–32.5 °C). Za teplot dosahujících 34 a 35 °C se opět líhnou zejména samice, které se svými morfologickými parametry podobají samcům a jsou agresivnější než samice z nižších inkubačních teplot (Viets et al. 1993; Flores et al. 1994; Tousignant a Crews 1995). Inkubační teplota spolu s hladinou samčího hormonu testosteronu v krvi pak může ovlivnit chování

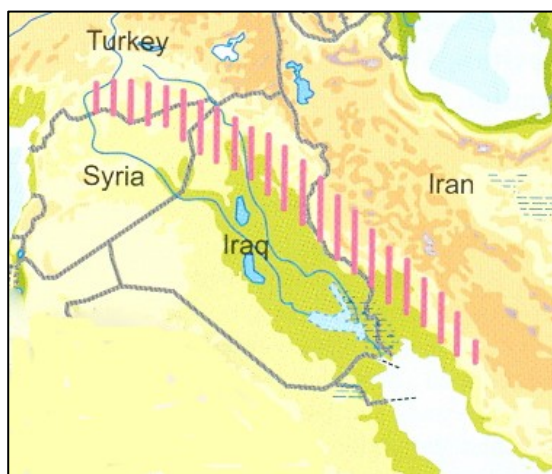
u gekončíků nočních (Flores et al. 1994). Chování gekončíka nočního bylo sledováno i v diplomové práci Terezy Hášové (2016). Ukázalo se, že gekončíci noční vykazují určité osobnostní charakteristiky. Ty se u nich mohou projevit v odlišné odpovědi na stresové stimuly či v ochotě spolupracovat v testech a v úspěšnosti plnění zadaných úloh.

Odpověď na stresový stimul jako je ohrožení predátorem, se u gekončíků nočních mění s věkem. U dospělců je převládající antipredační strategií útek. Tím se odlišují od mláďat, která dávají přednost výstražné vokalizaci s cílem zastrašit predátora (Landová et al. 2013). Součástí antipredační strategie je i autotomie, tedy odlomení části ocasu, které má vést k odpoutání pozornosti predátora. Gekončíci jsou schopni takto odpadlý ocas regenerovat. Struktura regenerátu je však vůči původnímu ocasu odlišná, a to jak ve velikosti, tak v jeho tvaru (Lásková 2008; Lynn et al. 2013).

Gekončíci noční jsou aktivní lovci a živí se zejména hmyzem, ale větší jedinci jsou schopni pozřít i mláďata malých savců. Jak jejich název napovídá, jedná se o druh aktivní v nočních hodinách, přičemž nejvyšší aktivity tyto jedinci dosahují za soumraku a za svítání (Seufer et al. 2005, Daniel Frynta, slovní sdělení).

2.5.2 *Eublepharis angramainyu* Anderson a Leviton 1966

E. angramainyu se vyskytuje na několika místech na severozápadě Íránu, severu a severovýchodu Iráku, Sýrie a na jihovýchodě Turecka (Obr. 5) (Seufer et al. 2005). Nově byl jeden samec nalezen i v jihovýchodní části Íránu asi 600 km od známého místa výskytu (Moradi a Shafiei 2011), což by naznačovalo větší areál rozšíření tohoto druhu, než se dříve myslelo. Tento druhý největší zástupce rodu *Eublepharis* žije v kamenitých stepních biotopech s dostatkem úkrytů v podobě různých roklí či škvír, ale můžeme ho najít i v rozpadajících se ruinách bývalých stavení (Seufer et al. 2005).



Obr. 5 Geografické rozšíření *E. angramainyu* (Seufer et al. 2005)

Samci a samičky jsou podobně jako *E. macularius* sexuálně dimorfní, přičemž samec je větší než samička. V práci Kratochvíl a Frynta (2002) byla pro samce naměřena maximální

velikost těla (SVL) 170 mm a pro samice 156.4 mm. Z experimentů provedených v práci Lásková (2008) vyplývá, že epigamní chování *E. angramainyu* je podobné jako epigamní chování *E. macularius* s výjimkou toho, že samice *E. angramainyu* častěji odmítá samce kousnutím. Předpokládá se, že pohlaví tohoto druhu je určeno teplotou, přestože to nikdy nebylo experimentálně testováno, podobně jako tomu je u blízce příbuzného druhu *Hemitheconyx caudicinctus* (Pokorná and Kratochvíl 2009). Jako *E. macularius* i *E. angramainyu* se živí hmyzem a mláďaty malých savců (Seufer et al. 2005).

2.5.3 Vnitrodruhové hybridy *E. macularius*

F1 generace hybridů vznikla křížením velké samice a bílého samce (V x B) nebo křížením bílé samice a velkého samce (B x V). Tito hybridy mají srovnatelnou líhivost (80 % V x B; 70 % B x V) s rodičovskými druhy (líhivost 72 % V; 86 % B). Jsou životaschopní a plodní, což bylo ověřováno tvorbou F2 hybridů (Lásková 2008). F1 i F2 generace hybridů vykazuje intermediární charakteristiky ve velikosti vajec i mláďat a F2 generace, u níž byla zaznamenávána růstová křivka, vykazuje vyšší růstovou rychlost než jedinci velké a bílé formy (Frynta et al. 2018).

2.5.4 Mezidruhové hybridy mezi *E. angramainyu* a *E. macularius*

Hybridy F1 generace (M x A) vznikly z mezidruhového křížení mezi samicí *E. macularius* (EM) a samcem *E. angramainyu* (EA) vykazují intermediární charakteristiky oproti rodičovským druhům. Vylíhnutá mláďata mají velikost obdobnou jako mláďata EM, ale dospělci už velikostí těla (SVL) připomínají rodičovský druh EA. Adultní velikost je pravděpodobně způsobena buď dominancí rodičovských alel, nebo důsledkem zvýšeného růstu prostřednictvím heteroze (Jančúchová-Lásková et al. 2015b). Tito hybridy dosahují dospělé velikosti rychleji než druh EA (Frynta et al. 2018). Tvarem těla připomínají spíše EM, ale disponují i specifickými charakteristikami, a to větším SVL a širší hlavou, než mají oba rodičovské druhy. Ve zbarvení se tyto hybridy podobají spíše EA a mají více prodloužených podélných skvrn než drobnějších okrouhlých skvrn. Hodnota líhivosti (44 %) je podobná líhivosti EA (34 %), ale výrazně nižší než u EM (92 %). Hodnota přežívání vylíhnutých mláďat je srovnatelná s rodičovskými druhy (F1 90 %, EM 84 %, EA 85 %). Introgrese genů EA do populace EM je umožněna úspěšnou tvorbou zpětných hybridů (Jančúchová-Lásková et al. 2015).

Hybridy pocházející ze zpětného křížení F1 samice se samcem EM (M x A) x M) nebo samice EM a samce F1 (M x (M x A) se ve velikosti a zbarvení těla podobají více rodičovskému druhu EM než EA. Dosahují ale přece jenom o něco větší velikosti těla, což ukazuje na pozitivní vliv hybridizace na růst těla. Vůči sobě se tyto hybridy neliší v rychlosti růstu a rovněž se ukazují jako životaschopní a plodní (Jančúchová-Lásková et al. 2015b; Frynta et al. 2018).

3 Materiál a metody

3.1 Metodika chovu

Všichni testovaní jedinci se nacházeli v jedné místnosti s okny, která byla temperována na teplotu 27–29 °C. Teplota byla v místnosti udržována prostřednictvím ústředního topení a topných kabelů umístěných pod terárii a chovnými boxy. Byl jim ponechán přirozený světelný režim. Zvířata byla chována samostatně dle velikosti ve skleněných teráriích o rozměrech 30 x 30 x 20 cm nebo v plastových boxech o rozměrech 15 x 15 x 10 cm s množstvím větracích otvorů po obvodu kvůli dobré cirkulaci vzduchu. Ve všech ubikacích byla jako substrátu použita směs mulčovací kůry a lignocelu. Každému gekončíkovi byl poskytnut úkryt v podobě papírové krabičky či ruličky, miska s vodou a miska s potravou (larvy *Tenebrio molitor* a *Zophobas morio*). Byli krmeni 1x za dva týdny červy obalenými ve vitaminové směsi Roboran H. Střídavě dostávali vodu obohacenou o kalcium v dávce 1 tablety na 1,5 l vody nebo o vitaminy A, D3 a E (dávka 10 kapek vitaminového roztoku A, D3 a 10 kapek vitamínu E na 1,5 l vody).

3.2 Materiál

Zvířata, která byla využita v performančních testech, pocházejí jednak z přírody (*E. macularius* – Pákistán, *E. angramainyu* – Írán) a jednak z odchovu. Podrobnější informace o původu a počtu použitých jedinců v jednotlivých experimentech jsou uvedeny u každého testu zvlášť. V práci byla použita následující zástupná označení pro testované skupiny zvířat.

Druh *E. macularius* byl rozlišen na tyto typy:

- Velká forma má typické přírodní zbarvení charakteristické pro gekončíka nočního s velkým podílem žlutého zbarvení. Zkratka – V. (pozn. v novějších pracích se používá označení formy žlutá) (Obr. 6)
- Bílá forma je světlejší variantou velké formy. Na těle má větší podíl bílé až světle žluté barvy. Zkratka – B. (Obr. 7)
- Laboratorní forma jsou jedinci, kteří byli po generaci odchováni v lidské péči a u nichž není známo přesné místo původu. Ve zbarvení se nejčastěji podobají velké formě. Zkratka – LAB.
- Vnitrodruhový hybrid F1 generace, který vznikl křížením velké samice a bílého samce nebo bílé samice a velkého samce. Zkratka – V x B.

Druh *E. angramainyu* a jeho hybridi s druhem *E. macularius*:

- *E. angramainyu* je celkově větší a těžší než *E. macularius*. Jeho zbarvení obsahuje větší podíl žluté barvy a má na těle více podélných velkých skvrn. Zkratka – EA (Obr. 8)

- Mezidruhoví hybridi jsou kombinací samice *E. macularius* a samce *E. angramainyu*. Zkratka – M x A (Obr. 9). Při zpětném křížení byl hybridní samec křížen se samicí velké formy druhu *E. macularius*. Zkratka – M x (M x A).



Obr. 6 Velká forma *E. macularius* (Foto: Jitka Jančúchová-Lásková)



Obr. 7 Bílá forma *E. macularius* (Foto: Jitka Jančúchová-Lásková)



Obr. 8 *E. angramainyu* (Foto: Jitka Jančúchová-Lásková)



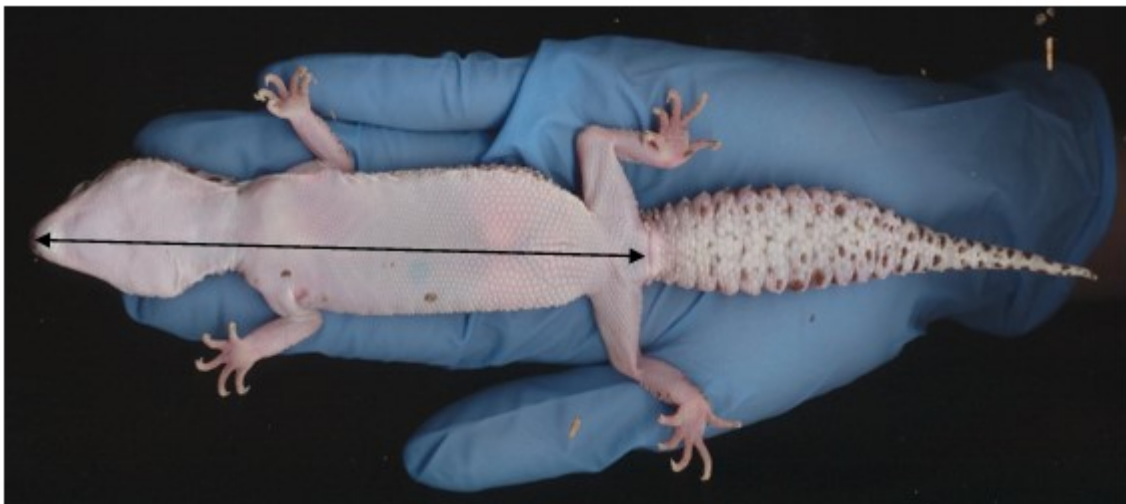
Obr. 9 Hybrid mezi *E. macularius* a *E. angramainyu* (Foto: Jitka Jančúchová-Lásková)

3.3 Performanční testy

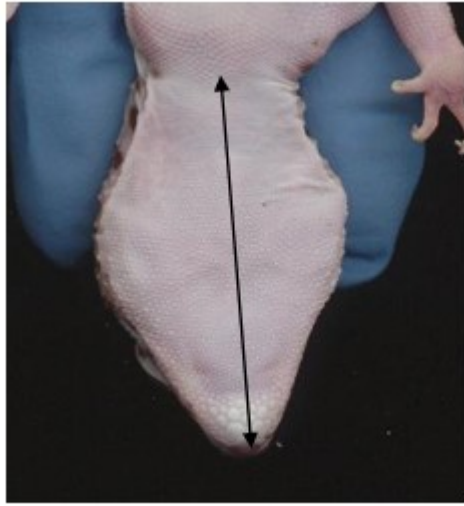
3.3.1 Morfologické rozměry

Pro zjištění rozdílů v performanci mezi jednotlivými skupinami a jejich statistické vyhodnocení jsme využívali následujících morfologických rozměrů:

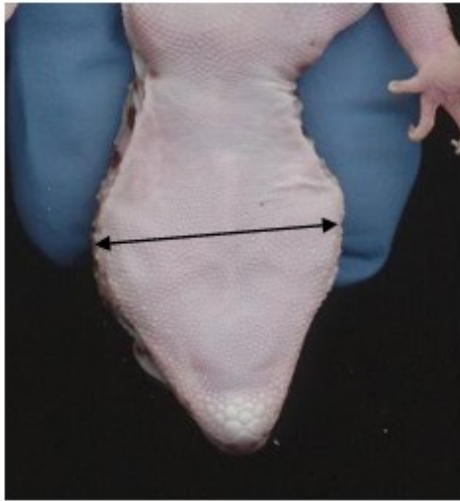
- Délka těla (snout to vent length) od rostra po přední okraj kloaky – SVL (Obr. 10)
- Délka hlavy (head length) od rostra po distální konec krčního lemu – HL (Obr. 11)
- Šířka hlavy (head width) v nejširším místě – HW (Obr. 12)
- Šířka ocasu (tail width) v nejširším místě ocasu – TW (Obr. 13)
- Hmotnost jedince – W



Obr. 10 SVL



Obr. 11HL



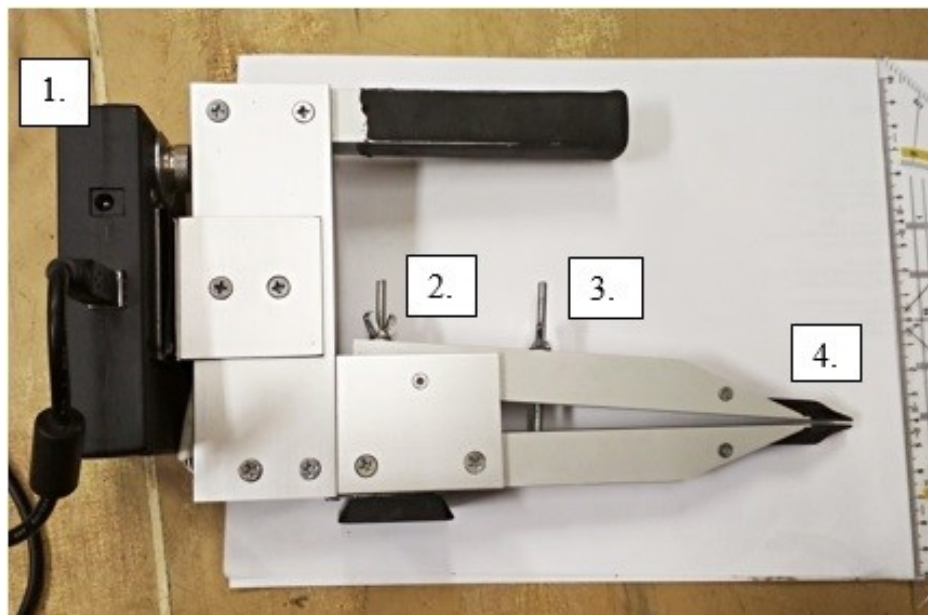
Obr. 12 HW



Obr. 13 TW

3.3.2 Test síly stisku čelistí

Pro měření síly stisku čelistí gekončiků byl využíván přístroj (Obr. 14), který tuto sílu sejme a následně naměřené hodnoty převede z analogové podoby do digitální. V digitální podobě je pak tato síla vyhodnocena v programu Kusoměřka, jehož výstupem je excelový soubor s naměřenými hodnotami skusu pro každé jednotlivé zvíře. Samotný přístroj sestává ze dvou omyvatelných plastových plošinek, regulátorů pro nastavení počátečního odporu a vzdálenosti mezi dvěma plastovými plošinkami. Dále je součástí přístroje převodník analogového signálu. Tento přístroj byl sestaven na základě běžně používaných přístrojů od firmy Kistler.



Obr. 14 Přístroj pro měření síly stisku čelistí: 1. převodník analogového signálu, 2. regulátor odporu, 3. regulátor rozevření plošinek, 4. plastové plošinky pro skus.

Celý pokus v zásadě spočívá v rozevření čelistí gekončika, čehož se nejlépe dosáhne opakovaným přejížděním prstem po hranách jeho čelistí a v následném přiložení gekončika k plastovým plošinkám (Obr. 15), do nichž se testovaný jedinec zakousne (Obr. 16). Každý gekončík byl změřen třikrát s odstupem 15 minut mezi jednotlivými pokusy. Tento čas byl gekončíkovi poskytnut z toho důvodu, aby si odpočinul a načerpal nové síly. V každém pokusu byl testovaný jedinec třikrát přiložen k plošinkám a z každého přiložení byla zaznamenána nejvyšší hodnota síly stisku. Doba jednoho přiložení obvykle netrvala více než minutu. Celkem bylo od jednoho gekončika získáno 9 maximálních hodnot stisku. Všechny pokusy byly zaznamenávány na videokameru.



Obr. 15 Gekončik s rozevřenými čelistmi připravený na skus



Obr. 16 Přiložení gekončika k plošinkám a jejich skus.

Nedílnou součástí pokusu byla i desinfekce přístroje mezi jednotlivými pokusy z důvodu snížení rizika přenosu infekcí mezi jedinci. Zejména se jedná o zamezení přenosu gastrointestinálního parazita *Cryptosporidia*, který se v chovech snadno přenáší a obtížně se léčí. K desinfekci byla použita horká voda s jarem a savem, kam se plošinka pro stisk ponořila zhruba na minutu. Dále byl přístroj otřen technickým lihem k dalšímu odmaštění. V pokusu bylo celkem použito 263 jedinců. Samci jsou zastoupeni 53 jedinci a zbylých 210 jedinců tvoří samice (Tab. 1).

Tabulka 1 Rozložení počtu jedinců mezi jednotlivé druhy, formy a hybridy s ohledem na zastoupení samců a samic ve skupině.

Forma	Počet	Samice	Samec
EA	2	1	1
V	146	111	35
B	12	12	-
LAB	49	34	15
V x B	13	11	2
M x A	18	18	-
M x (M x A)	23	23	-

Všichni jedinci byli zváženi a oskenováni. Oskenované obrázky pak byly vyhodnoceny v programu ImageJ 1.51n (Rasband 1997-2018), kde byly pro tento pokus zaznamenávány hodnoty HW, HL, SVL a TW.

3.3.3 Test vytrvalosti

V testu vytrvalosti byli gekončiči zavěšováni na spodní stranu horizontálně umístěné kovové mřížky, která byla uzavřena v dřevěném rámu (Obr. 17 a 18). Tato mřížka byla umístěna zhruba 30 cm nad povrchem, protože se ukázalo, že při menší vzdálenosti od povrchu nejsou gekončiči dostatečně motivováni k tomu se na mřížce držet a raději se ihned pustili. Při pádu byli gekončiči zachytáváni do rukou.

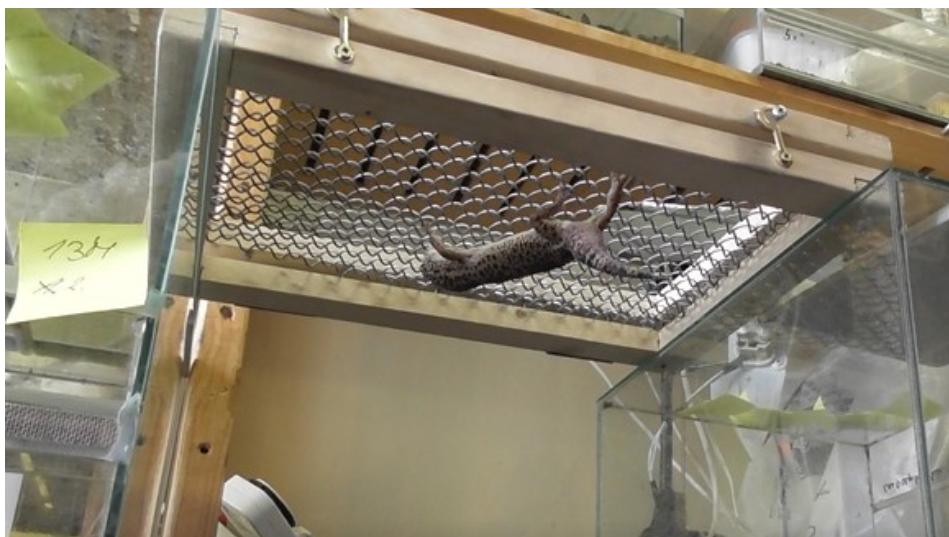


Obr. 17 Dřevěný rám s možností výměny mřížky



Obr. 18 Mřížka uzavřená v dřevěném rámu

Přípravná fáze zavěšení sestávala z handlingu, který sloužil ke zklidnění zvířete. Poté následovalo jeho sevření mezi dlaněmi a na to navazující otočení bříškem vzhůru. Nakonec byl gekončičíkovi ponechán čas na přichycení se ke kovové mřížce a posledním krokem byl samotný závěs (Obr. 19). Každý jedinec byl testován třikrát s odstupem 1 hodiny, která sloužila k odpočinku zvířete. Doba jednoho pokusu se pohybovala mezi 15 až 20 minutami. Pro jedno zvíře byly získány celkem 3 hodnoty doby zavěšení. Všechny pokusy byly zaznamenávány na videokameru a délka závěsu byla vyhodnocena v programu Activities.



Obr. 19 Gekončík zavěšený na kovové mřížce

Stejně jako v předcházejícím pokusu se i zde musela přísně dodržovat čistota pokusných nástrojů i místa. Mezi jednotlivými pokusy bylo proto potřeba vyměnit kovovou mřížku a otřít pracovní plochu. Každá použitá mřížka byla na 1 hodinu ponořena do horké lázně s jarem a savem a poté se nechala na vzduchu oschnout. Pracovní plocha byla omyta horkou vodou s jarem a savem a navíc ještě otřena technickým lihem k dalšímu odmaštění. Celkově bylo v tomto pokusu použito 124 jedinců, z nichž bylo 13 samců a 111 samic (Tab. 2).

Tabulka 2 Rozložení počtu jedinců mezi jednotlivé formy *E. macularius* a jejich hybridy s *E. angramayniu* s ohledem na zastoupení samců a samic ve skupině.

Forma	Počet	Samice	Samec
V	49	47	2
B	10	10	-
LAB	30	20	10
V x B	8	7	1
M x A	14	14	-
M x (M x A)	13	13	-

Všichni otestovaní jedinci byli oskenováni a zváženi. Oskenované obrázky pak byly vyhodnoceny v programu ImageJ 1.51n (Rasband 1997-2018), kde bylo pro tento pokus zaznamenáváno SVL a TW.

4 Statistické metody

4.1 Opakovatelnost performančních testů

Výpočet opakovatelnosti testu síly stisku čelistí i testu vytrvalosti byl zprostředkován metodou popsanou v práci Nakagawa a Schielzeth (2010). V programu R 3.5.2 (The R Foundation for Statistical Computing 2018) byl použit LMM model (funkce rptGaussian, v balíčku rptR) (Stoffel et al. 2019), s korekcí na testovanou formu a kde byl vliv identity jedince (ID), zahrnut jako náhodný faktor.

4.2 Ověření vhodnosti metodiky performančních testů

Jak pro test síly stisku čelistí, tak pro test vytrvalosti byl v programu Statistica 10 (Stat Soft 2011) sestrojen graf ověřující nezávislost jednotlivých kol pokusu. Tedy zdali jsou jednotlivá kola pokusu konzistentní a gekončící mají dostatek času na to si odpočinout a únava těchto jedinců nezkresluje získané výsledky. Totéž bylo ověřeno i v programu R 3.5.2 (The R Foundation for Statistical Computing 2018) prostřednictvím LME modelu (funkce lme, v balíčku nlme) (Pinheiro et al. 2021). Identita a forma zvířete byla do modelu vložena jako náhodný faktor.

4.3 Test síly stisku čelistí

4.3.1 Závislost síly stisku čelistí na formě

Jednotlivé formy gekončků byly rozděleny do třech skupin. Nejprve byly testovány rozdíly mezi formami V, B a jejich hybrid V x B. Ve druhé skupině se nacházely formy V, EA, a mezidruhová hybrid F1 generace M x A a zpětní hybrid M x (M x A). Třetí skupinu tvořily formy V, B a LAB. U všech skupin nás zajímalo, jestli zde i po odstranění vlivu velikosti zůstane dostatek variability, který by mohl být vysvětlitelný na základě rozdílné formy.

Pro jednotlivé testované skupiny byly nejprve v programu Statistica 10 (Stat Soft 2011) vytvořeny zobecněné lineární modely (GLM), kde kategoriální vysvětlující proměnnou byla forma, kontinuální vysvětlovanou proměnnou maximální síla stisku čelistí za sezení (dále jen síla stisku). Jako kovariáty (nezávislé proměnné) byly do modelu postupně vkládány tyto morfologické rozměry: HL, HW a SVL. Pro úplnost byl tento model použit i pro maximální sílu stisku čelistí na zvíře. Maximální síla stisku za sezení znamená, že do analýzy vstupovaly 3 maximální hodnoty stisku. Při použití maximální síly stisku na zvíře do analýzy vstupuje pouze jedna nejvyšší hodnota ze všech měření. Všechny používané morfologické proměnné i maximální síly stisku byly před použitím v dalších analýzách zlogaritmovány. Vliv formy a morfologických rozměrů byl ověřen i v programu R 3.5.2 (The R Foundation for Statistical Computing 2018) prostřednictvím LME modelu (funkce lme, v balíčku nlme) (Pinheiro et al. 2021). Identita zvířete byla do modelu vložena jako náhodný faktor.

Dále byla data analyzována prostřednictvím regresní analýzy pro zjištění vztahu mezi rozměry hlavy a silou stisku čelistí proti SVL. Rozměry hlavy vstupující do analýzy: HL, HW a dopočítaná přepona. Hodnota přepony byla vyjádřena prostřednictvím Pythagorovy věty ($a^2 + b^2 = c^2$), kde $a = HL$ a $b = HW$. Přepona byla dopočítána jako další doplňující rozměr, který by mohl lépe charakterizovat rozměr hlavy oproti stávajícím rozměrům HL a HW. V analýze byli zahrnuti všichni testovaní jedinci bez ohledu na formu. Byla také provedena reziduální analýza, kde reziduální hodnoty byly predikovány z hodnot nezávislé proměnné lnHL(logaritmovaná HL), takže mohla být porovnávána pouze závislost síly stisku čelistí na formě bez vlivu rozdílných hodnot SVL.

Poté byly regresní analýze podrobeny jednotlivé pokusné skupiny zvláště a to proto, aby se ověřilo, zda jsou sklony přímek pro jednotlivé formy shodné, jak se předpokládá v předchozí analýze, či nikoli. V tomto případě byl sledován vztah mezi délkou hlavy (HL) a maximální silou stisku za sezení. Pro ověření, že se nejedná jen o vliv pohlavního dimorfismu jsme tuto analýzu provedli pouze u samic.

4.3.2 Vliv pohlaví na sílu stisku

Dále byl také analyzován vliv pohlaví na sílu stisku u velké formy *E. macularius*, která jako jediná obsahuje dostatečný počet samců. V programu R 3.5.2 (The R Foundation for Statistical Computing 2018) byl vytvořen LME model (funkce lme, v balíčku nlme) (Pinheiro et al. 2021) podobně jako při ověřování vlivu formy na sílu stisku. Identita zvířete byla do modelu vložena jako náhodný faktor.

4.3.3 Vliv kondice na sílu stisku

Nakonec byl zkoumán ještě vliv kondice na sílu stisku čelistí u jednotlivých forem testovaných jedinců. Pro vliv kondice byl nejprve vytvořen zobecněný lineární model (GLM), kde bylo sledováno, jestli se zvířata vstupující do testů v tomto parametru liší. Vysvětlovanou proměnnou byla BMI (Body Mass Index) a vysvětlující proměnnou forma testovaných jedinců. Tento model byl uplatněn i pro reziduální hodnotu šířky ocasu (TW), která byla do modelu vložena jako vysvětlovaná proměnná. TW byl námi zvolený rozměr, který by mohl lépe odpovídat kondici zvířete než BMI, protože gekončící v ocasu skladují zásoby tuku, jako energii na horší časy. Reziduál šířky ocasu od velikosti těla (SVL) byl dopočítán z toho důvodu, aby se minimalizoval vliv velikosti těla na šířku ocasu.

4.4 Test vytrvalosti (zavěšování)

Pro zjištění závislosti vytrvalosti na formě byl v programu Statistica 10 (Stat Soft 2011) vytvořen zobecněný lineární model (GLM) pro všechny testované formy. Kategoriální vysvětlující proměnnou byla v tomto modelu forma, kontinuální vysvětlovanou proměnnou maximální doba

zavěšení. Jako kovariáty do modelu vstupovaly délka těla (SVL) a kondice (BMI). Jak doba zavěšení, tak SVL byly před použitím v analýze zlogaritmovány.

V programu R 3.5.2 (The R Foundation for Statistical Computing 2018) prostřednictvím LME modelu (funkce lme, v balíčku nlme) (Pinheiro et al. 2021) bylo také ověřováno, která ze vstupujících proměnných bude vysvětlovat nejvíce variability v získaných datech. Mezi proměnné patřily váha, délka (SVL), pohlaví, BMI a reziduální hodnoty šířky ocasu (resTW). Identita zvířete byla do modelu vložena opět jako náhodný faktor.

5 Výsledky

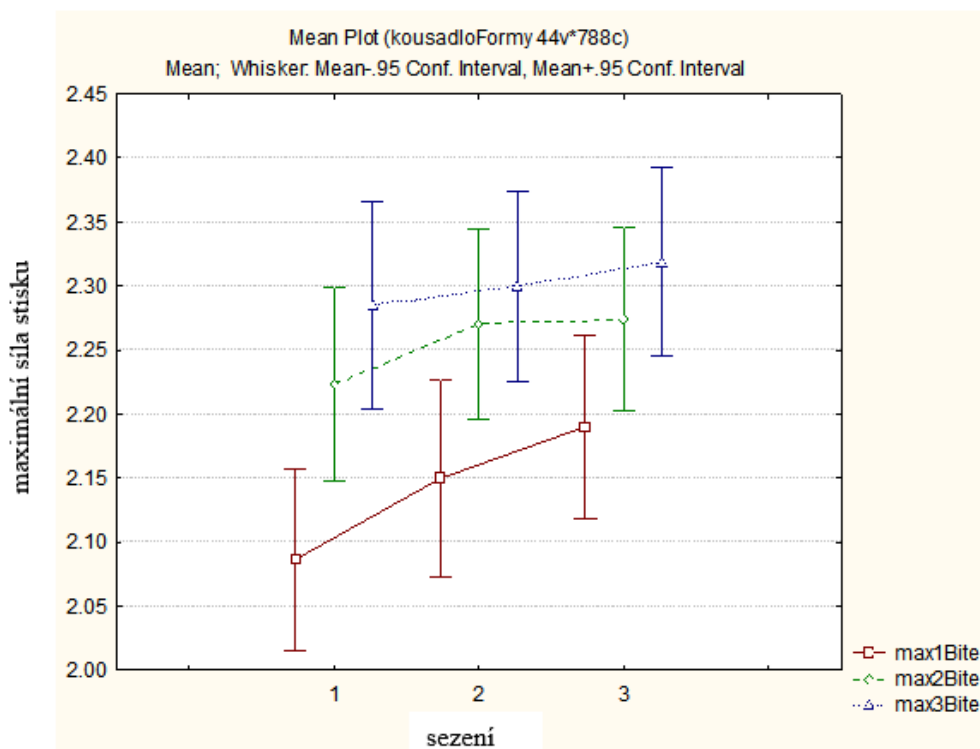
5.1 Opakovatelnost performančních testů

Hodnota opakovatelnosti testu síly stisku čelistí byla stanovena pro maximální sílu stisku z každého opakování. Pro opakovatelnost maximální síly stisku z prvního měření byla získána hodnota $r = 0.526$, $CI = 0.46 - 0.593$, $P < 0.0001$, pro druhé měření byla získána hodnota $r = 0.541$, $CI = 0.476 - 0.611$, $P < 0.0001$ a pro třetí měření byla získána hodnota $r = 0.578$, $CI = 0.507 - 0.641$, $P < 0.0001$. Pro test vytrvalosti (zavěšování) byla naměřena opakovatelnost testu $r = 0.3$, $CI = 0.194 - 0.422$, $P < 0.0001$.

5.2 Ověření vhodnosti performančních testů

V tomto případě nás zajímalo, jestli jsme testovaným jedincům, mezi jednotlivými pokusy, poskytli dostatek času na odpočinek a případná únava nezkresluje získané výsledky. U testu vytrvalosti se ukazuje, že testovaní gekončící mají dostatek času na odpočinek a síla stisku je v průměru nejvyšší ve třetím sezení. Navíc jsme zjistili, že gekončící mají v rámci jednoho sezení v průměru nejsilnější stisk čelisti při třetím přiložení ke kousadlu (Obr. 20). Výsledky z programu R zohledňující náhodný efekt formy a identity jedince nenaznačují vliv pořadí měření na maximální sílu stisku $F_{(1,292)} = 0.37$, $p < 0.55$. Konstrukce modelu v programu R:

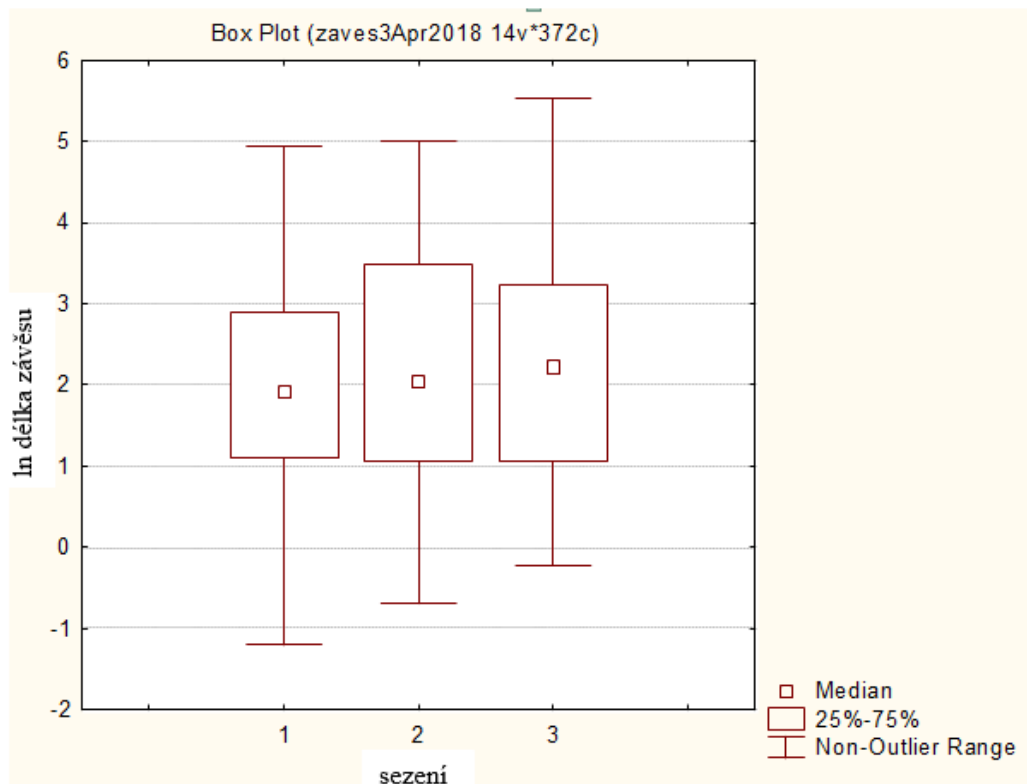
- `m1<-lme(MaxBitePerSession~session, random=~1|forma/ID,method="REML")`.



Obr. 20 Graf průměru a 95% konfidenčních intervalů pro maximální sílu stisku pro všechny testované jedince, červená značí první přiložení ke kousadlu, zelená značí druhé přiložení ke kousadlu, modrá značí třetí přiložení ke kousadlu

I u testu vytrvalosti se ukazuje, že testovaní jedinci mají dostatek času na odpočinek a neprojevuje se u nich v dalších sezeních fyzická únava (Obr. 21). Výsledky z programu R zohledňující navíc náhodný vliv formy a identity jedince neodhalily vliv pořadí měření na délku závěsu $F_{(1,212)} = 1.75, p < 0.187$. Konstrukce modelu v programu R:

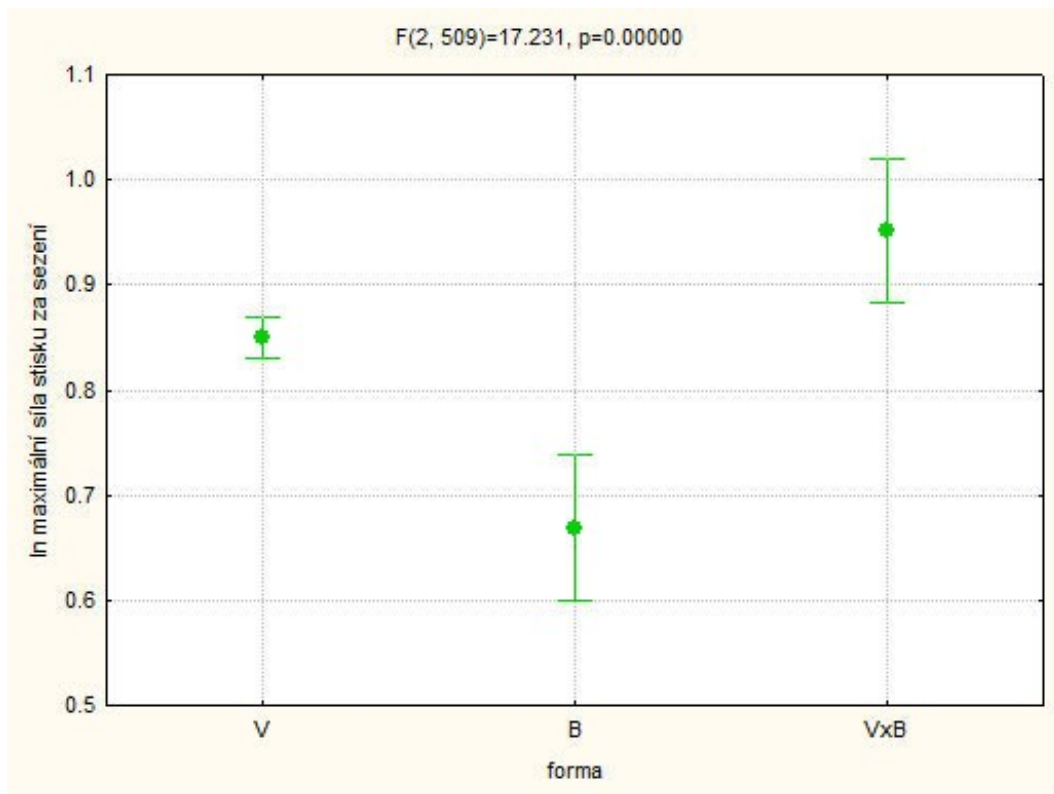
- `m1<-lme(lnHang~Session, random=~1|forma/ID,method="REML")`.



Obr. 21 Graf závislosti délky závěsu na sezení u všech testovaných jedinců

5.3 Test síly stisku čelistí

Protože nás zajímalo, jestli se od sebe budou lišit jednotlivé formy gekončičků v síle stisku čelistí, vytvořili jsme pro ně nejprve zobecněné lineární modely, které nám to pomohou objasnit. Z analýzy kovariance (Obr. 22) pro formy V, B a V x B vyplývá, že i po odfiltrování vlivu HL zde zůstává dostatek variability, která vysvětluje rozdíly v síle stisku mezi formami (ANCOVA, $F_{(2,509)} = 17.231, p < 0.000001$). Rozdíly v síle stisku mezi formami potvrdil i post-hoc Dunnettův test (Tab. 3), kde se od V formy prokazatelně liší B a hybrid V x B. Obdobný výsledek byl získán i pro model, kam jako nezávislé proměnné vstupovali HW (ANCOVA: forma $F_{(2,509)} = 22.477, p < 0.000001$) a SVL (ANCOVA: forma $F_{(2,509)} = 35.860, p < 0.000001$). Graf závislosti stisku čelistí (Obr. 21) na formě ukazuje, že V forma má větší sílu stisku než forma B a zároveň, že hybrid V x B má větší sílu stisku než oba rodičovské druhy. Dále byla také prověřena závislost síly stisku čelistí na formě v programu R, kam jako náhodný faktor vstupovalo ID jedince. I zde se výsledky ukazují vysoce signifikantní, jak pro HL, tak pro HW i SVL (příloha A).

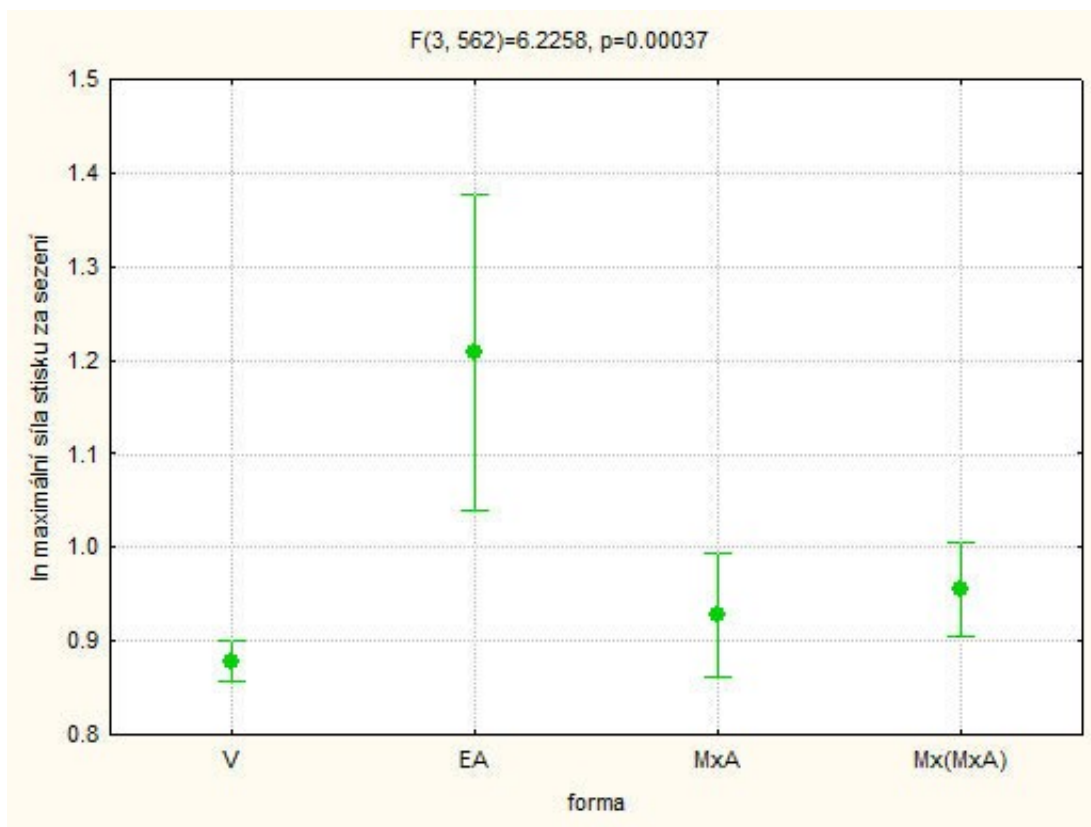


Obr. 22 Závislost síly stisku čelistí na formě po odfiltrování vlivu velikosti hlavy (lnHL, logaritmovaná).

Tabulka 3 Post-hoc Dunnettův test závislost maximální síly stisku na formě po odfiltrování vlivu velikosti hlavy (lnHL, logaritmovaná) (červeně jsou znázorněny signifikantní výsledky)

	Forma	<i>p-hodnota</i>
1	V	
2	B	0.000086
3	V x B	0.000035

Pro formy V, EA, M x A, M x (M x A) z této analýzy (Obr. 23) rovněž vyplývá, že i po odfiltrování vlivu HL zde zůstává dostatek variability, která vysvětluje rozdíly v síle stisku mezi formami (ANCOVA, $F_{(3,562)} = 6.2258, p < 0.00037$). Rozdíly v síle stisku mezi formami potvrdil opět i post-hoc Dunnettův test (Tab. 4), kde se od V formy prokazatelně liší všechny ostatní formy. Obdobný výsledek byl rovněž získán i pro analýzu kovariance, kde nezávislými proměnnými byly HW (ANCOVA, forma $F_{(3,562)} = 19.564, p < 0.000001$) a SVL (ANCOVA, forma $F_{(3,562)} = 3.8499, p < 0.00962$). Při porovnání síly stisku (Obr. 22) se ukazuje, že rodičovská forma *E. angramainyu* (EA) má větší sílu stisku než oba dva hybridy a velká forma *E. macularius*. Rodičovská forma *E. macularius* (V) má nejmenší sílu stisku z porovnávaných skupin. Také zde byla prověřena závislost síly stisku čelistí na formě v programu R, kam jako náhodný faktor vstupovalo ID jedince. I zde se výsledky ukazují vysoce signifikantní, jak pro HL, tak pro HW i SVL (příloha B).

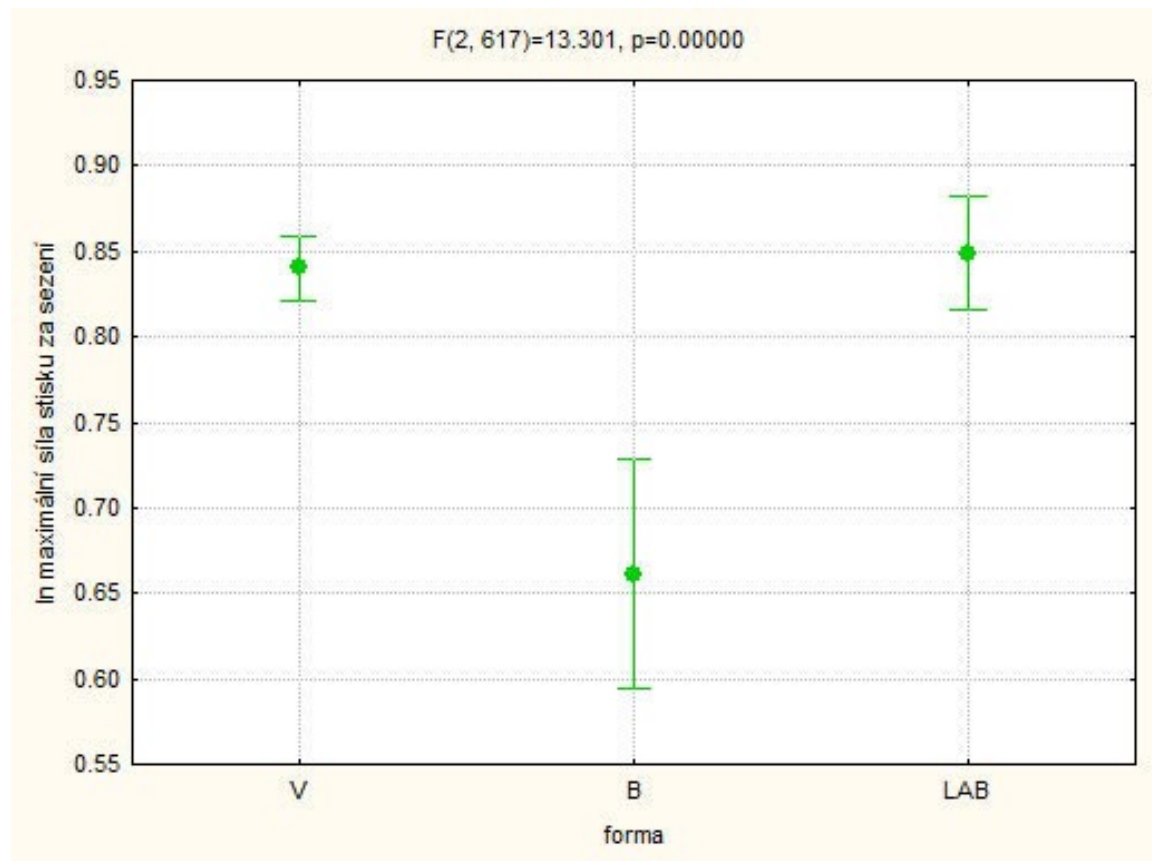


Obr. 23 Závislost síly stisku čelistí na formě po odfiltrování vlivu velikosti hlavy (lnHL, logaritmovaná).

Tabulka 4 Post-hoc Dunnettův test závislost maximální síly stisku na formě po odfiltrování vlivu velikosti hlavy (lnHL, logaritmovaná) (červeně jsou znázorněny signifikantní výsledky)

	Forma	<i>p-hodnota</i>
1	V	
2	EA	0.000032
3	M x A	0.000032
4	M x (M x A)	0.000032

Analýza kovariance pro formy V, B a LAB vykazuje signifikantní rozdíl mezi formami (ANCOVA $F_{(2,617)} = 13.301, p < 0.000001$) po odfiltrování vlivu HL (Obr. 24). Nicméně při pohledu na post-hoc Dunnettův test (Tab. 5) zjistíme, že rozdíl je pouze mezi formami V a B. Obdobný výsledek byl získán i pro analýzu kovariance, kde nezávislými proměnnými byly HW (ANCOVA: forma $F_{(2,617)} = 14.897, p < 0.000001$) a SVL (ANCOVA: forma $F_{(2,617)} = 26.593, p < 0.000001$). I zde byla prověřena závislost síly stisku čelistí na formě v programu R, kam jako náhodný faktor vstupovalo ID jedince. I zde se výsledky ukazují vysoce signifikantní, jak pro HL, tak pro HW i SVL (příloha C).



Obr. 24 Závislost síly stisku čelistí na formě po odfiltrování vlivu velikosti hlavy (lnHL, logaritmovaná).

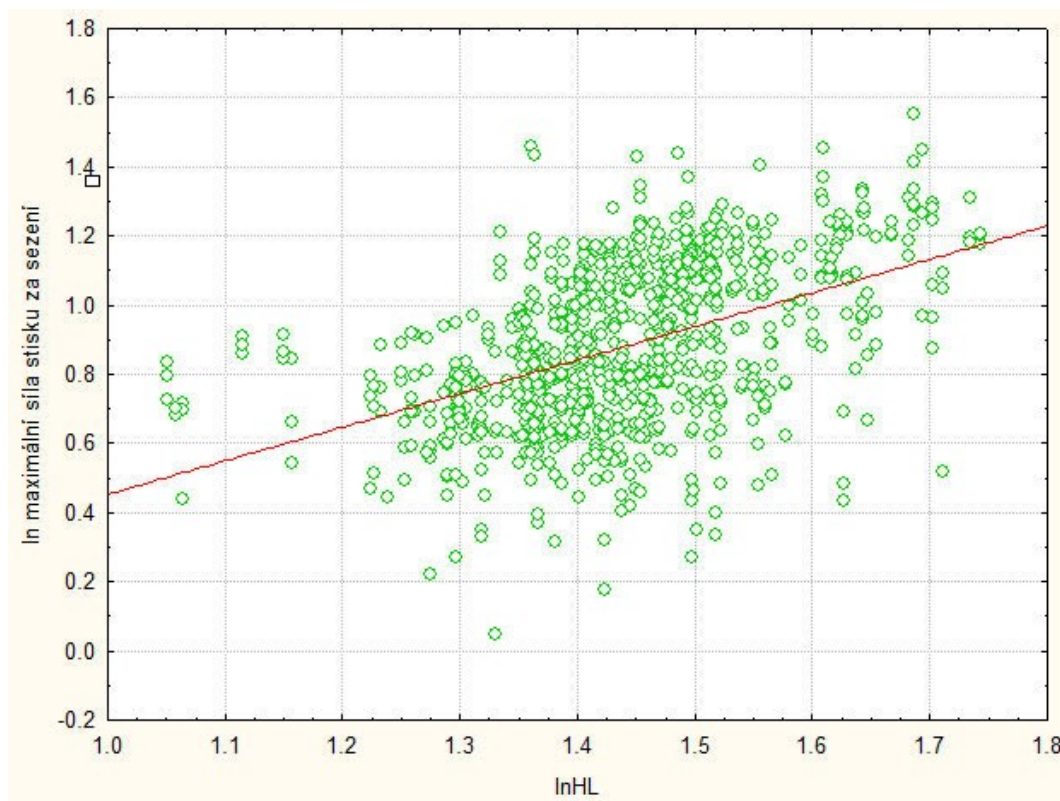
Tabulka 5 Post-hoc Dunnettův test závislost maximální síly stisku na formě po odfiltrování vlivu velikosti hlavy (lnHL, logaritmovaná) (červeně jsou znázorněny signifikantní výsledky)

	Forma	<i>p-hodnota</i>
1	V	
2	B	0.000059
3	LAB	0.911828

Za předpokladu, že sklon regresní přímky je pro všechny formy shodný, je možné testovat závislost síly stisku čelistí na jednotlivých rozměrech hlavy. Tímto způsobem je možné získat hlavní prediktory síly stisku čelistí. Regresní analýza rozměrů hlavy a síly stisku čelistí proti SVL ukázala vysoce signifikantní korelace mezi testovanými proměnnými (Tab. 6). Nejvíce variability z prověřovaných morfologických rozměrů vysvětluje HL ($r^2 = 0.2255$) (Obr. 25) a přepona ($r^2 = 0.2278$), o něco méně SVL ($r^2 = 0.2052$) a nejméně HW ($r^2 = 0.1332$).

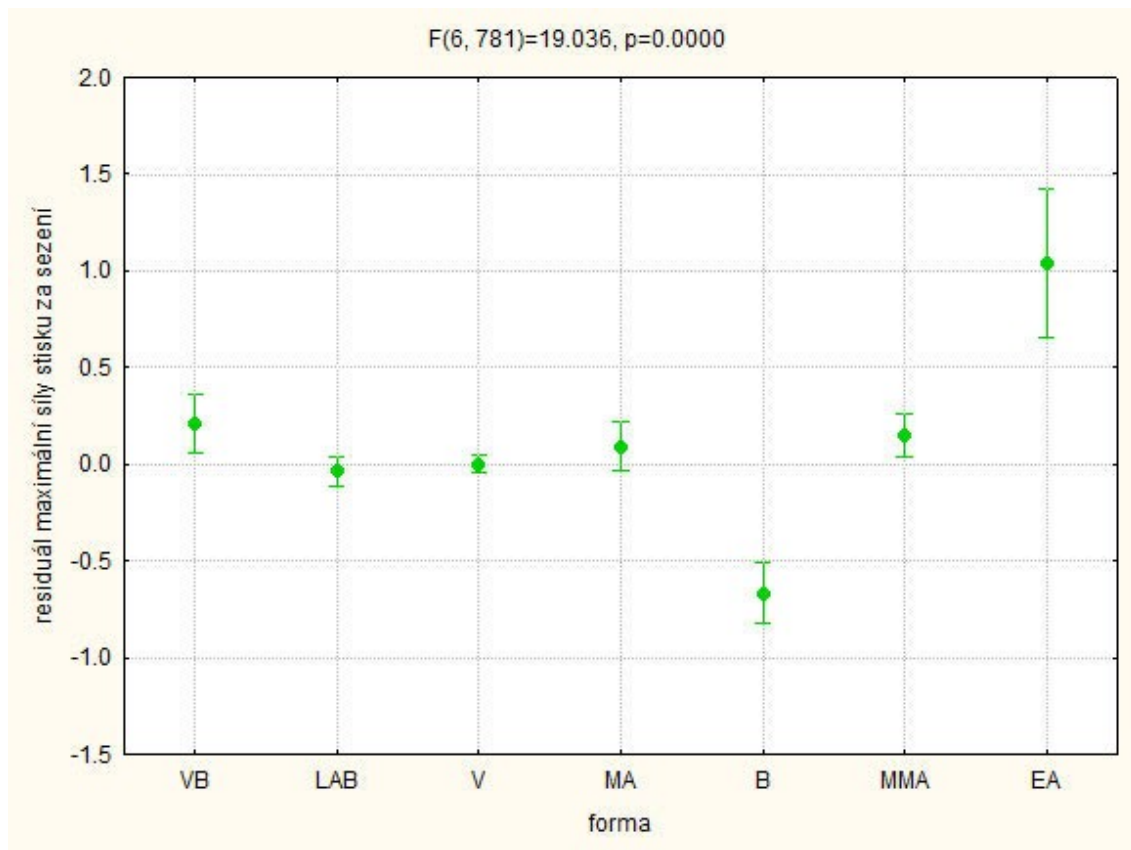
Tabulka 6 Všechna data vstupující do regresní analýzy byla transformována do logaritmické stupnice. BF (síla stisku); HW (šířka hlavy); HL (délka hlavy); přepona ($a^2 + b^2 = c^2$, kde $a = HL$ a $b = HW$) ($a^2+b^2=c^2$; SVL (délka těla).

Regression summary					
Variables	r	Intercept	Slope	$F_{(1,786)}$	p
SVL~HL	0.679	0.679	0.957	671.99	<0.001
SVL~HW	0.747	0.746	0.855	989.51	<0.01
SVL~prepona	0.899	0.899	2.101	3325.5	<0.01
BF~HL	0.475	0.475	0.232	228.84	<0.001
BF~HW	0.365	0.365	0.145	120.83	<0.001
BF~prepona	0.477	0.477	0.387	231.85	<0.01



Obr. 25 Graf pro všechny pokusované jedince bez ohledu na formu. Závislost maximální síly stisku čelistí na velikosti hlavy (lnHL, logaritmovaná). $F_{(1,786)} = 228.84$, $p < 0.00001$, $b = 0.970895431 \pm 0,064181$

Protože velikost hlavy a síla stisku byly vysoce korelovány s velikostí těla, dopočítali jsme reziduál velikosti hlavy od síly stisku. Tímto krokem jsme minimalizovali vliv velikosti těla na sílu stisku. Výsledky GLM modelu závislosti reziduálu síly stisku na velikosti hlavy (Obr. 26) byly vysoce průkazné $F_{(6,781)} = 19.036$, $p < 0.00001$. Post-hoc Dunnettův test (Tab. 7) nicméně ukázal, že prokazatelné rozdíly jsou pouze mezi formami V a B, V a V x B, V a EA.



Obr. 26 Závislost residuální síly stisku čelistí na formě

Tabulka 7 Post-hoc Dunnettův test závislost residuálu maximální síly stisku na formě (červeně jsou znázorněny signifikantní výsledky)

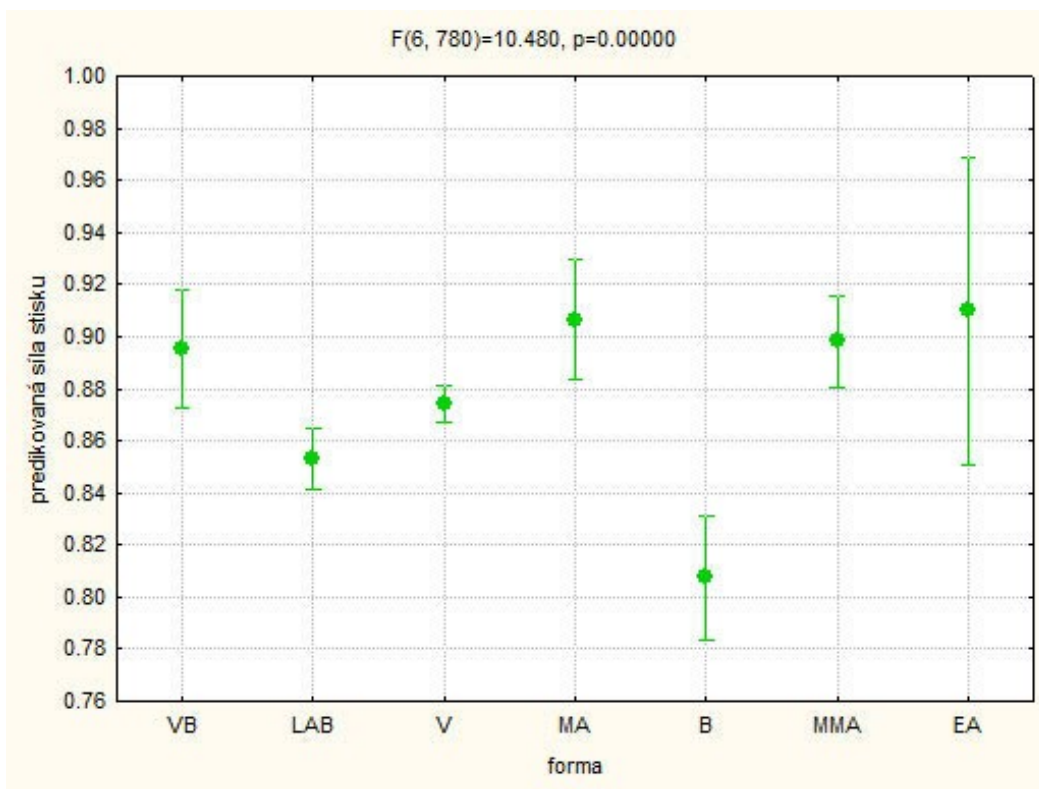
	Forma	<i>p-hodnota</i>
1	V x B	0.043761
2	LAB	0.884096
3	V	
4	M x A	0.540338
5	B	0.000036
6	M x (M x A)	0.073539
7	EA	0.000036

Rozhodli jsme se otestovat náš původní předpoklad o shodném sklonu přímek v závislosti síly stisku čelisti na délce hlavy pro jednotlivé formy. Analýza regrese pro jednotlivé pokusné skupiny ukazuje, že sklony přímek jsou pro každou skupinu jiné, tedy náš původní předpoklad byl mylný (Tab. 8).

Tabulka 8 Analýza regrese závislosti síly stisku čelistí na délce hlavy pro jednotlivé formy. N značí počet hodnot vstupujících do analýzy. Pro každého jedince do analýzy vstupují tři hodnoty (maximální síly stisku za sezení). Počet jedinců je tedy roven N/3.

Forma	N	R ²	Slope	Std. Err.	Intercept	Std. Err.
V	438	0.16546184	1.091827	0.117431	0.699755	0.166204
B	36	0.07120319	0.241834	0.149792	0.338275	0.217686
V x B	26	0.00084333	0.132816	0.933169	0.797735	1.384793
EA	6	0.12684018	0.776845	1.019114	0.123978	1.679874
M x A	54	0.08540385	0.741088	0.336313	0.099876	0.551563
M x (M x A)	30	0.0500427-	0.524044	0.431490	0.252425	0.656638

Z důvodu rozdílného sklonu přímek jednotlivých forem, jsme ještě zavedli predikovanou sílu stisku čelistí, která nám umožní lépe porovnat jednotlivé formy mezi sebou. Predikovaná síla stisku byla dopočítána za využití rovnice regresní přímky formy V: $y = -0.699754535 + 1.09182656 \cdot x$, kde jako hodnota x figuruje původní délka hlavy lnHL jednotlivých jedinců. Kategoriální vysvětlující proměnnou v tomto zobecněném lineárním modelu je forma, kontinuální vysvětlovanou proměnnou je predikovaná síla stisku čelistí a kovariátou délka hlavy (HL). Výsledek analýzy kovariance (Obr. 27) pro predikovanou sílu stisku čelistí je vysoce signifikantní (ANCOVA, $F_{(6,780)} = 10.480, p < 0.000001$) a rozdíly mezi formami byly podpořeny i post-hoc Dunnetovým testem (Tab. 9), kde se od velké formy prokazatelně odlišují všechny ostatní formy. V tomto případě zůstává v datech i po odfiltrování vlivu velikosti hlavy dostatek variability, která vysvětluje rozdíly v síle stisku čelistí mezi formami.



Obr. 27 Závislost predikované síly stisku čelistí na formě po odstranění vlivu velikosti hlavy (HL).

Tabulka 9 Post-hoc Dunnettův test závislost predikované síly stisku na formě po odfiltrování vlivu velikosti hlavy (HL) (červeně jsou znázorněny signifikantní výsledky)

	Forma	<i>p</i> -hodnota
1	V x B	0.000036
2	LAB	0.004924
3	V	
4	M x A	0.000036
5	B	0.047237
6	M x (M x A)	0.000036
7	EA	0.000036

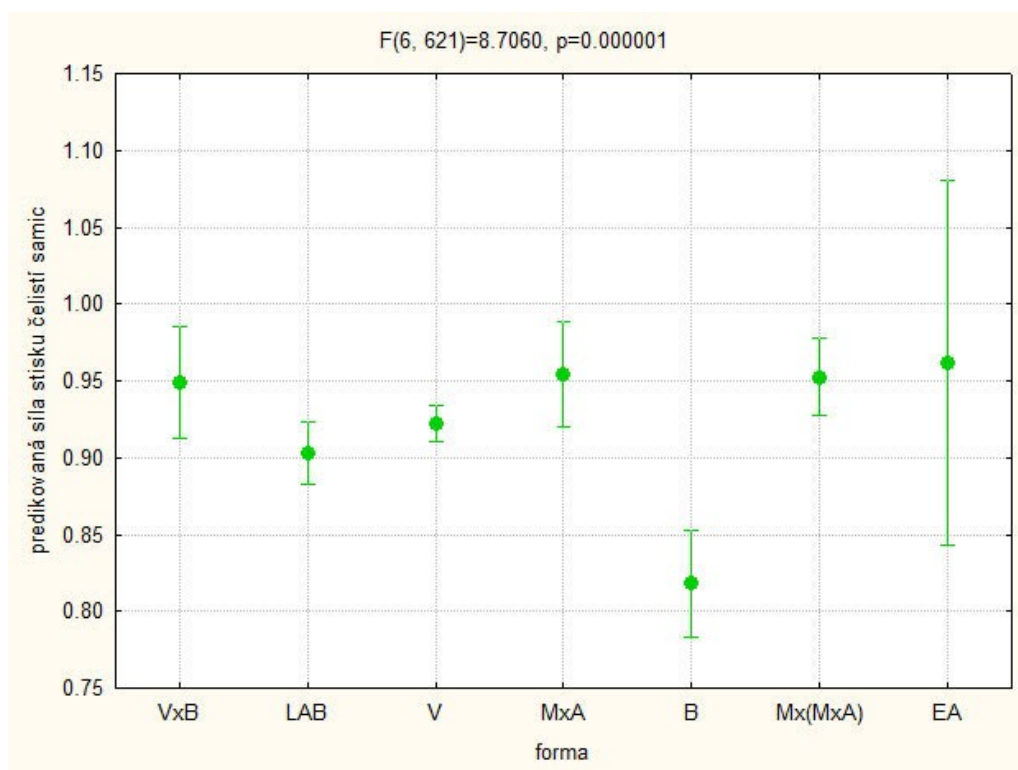
Dále nás zajímalo, jestli získané výsledky nejsou pouze efektem pohlaví. Vytvořili jsme data set složený pouze ze samic a provedli jsme regresní analýzu pro všechny samice bez ohledu na formu. Regresní analýza pro všechny samice ukazuje lineární závislost mezi maximální silou stisku za sezení a délkou hlavy.

Stejně jako v předcházejícím případě jsme regresní analýze podrobili i jednotlivé formy zvlášť, abychom viděli, zdali je sklon přímky pro všechny formy stejný či nikoliv. Výsledky regrese ukazují, že sklony přímek jsou opět pro každou formu jiné (Tab. 10).

Tabulka 10 Analýza regrese závislosti síly stisku čelistí na délce hlavy pro samice jednotlivých forem. N značí počet hodnot vstupujících do analýzy. Pro každého jedince do analýzy vstupují tři hodnoty (maximální síly stisku za sezení). Počet jedinců je tedy roven N/3. Samice EA nejsou do analýzy zahrnuty z důvodu nedostatečného počtu jedinců (v datasetu je jen 1 samice).

Forma	N	R ²	Slope	Std. Err.	Intercept	Std. Err.
V	333	0.30074833	1.61141	0.135054	-1.40344	0.190189
B	36	0.07120319	0.241834	0.149792	0.338275	0.217686
V x B	23	0.00798326	-0.473854	1.152668	1.676447	1.698718
EA	3	-	-	-	-	-
M x A	54	0.08540385	0.741088	0.336313	-0.099876	0.551563
M x (M x A)	30	0.0500427	0.524044	0.431490	0.252425	0.656638

Následně jsme i pro samice dopočítali predikovanou sílu stisku za využití rovnice regresní přímky formy V: $y = -1.4034 + 1.6114 \cdot x$, kde jako hodnota x figuruje původní délka hlavy lnHL jednotlivých samic. Kategoriální vysvětlující proměnnou v tomto zobecněném lineárním modelu je forma, kontinuální vysvětlovanou proměnnou je predikovaná síla stisku čelistí a kovariátou délka hlavy (HL). Výsledek analýzy kovariance pro predikovanou sílu stisku čelistí u samic (Obr. 28) je vysoce signifikantní (ANCOVA, $F_{(6,621)} = 8.7060, p < 0.00001$) a rozdíly mezi formami byly podpořeny i post-hoc Dunnettovým testem (Tab. 11), kde se od velké formy prokazatelně odlišují všechny ostatní formy s výjimkou formy LAB.



Obr. 28 Závislost predikované síly stisku čelistí samic na formě po odstranění vlivu velikosti hlavy (HL).

Tabulka 11 Post-hoc Dunnettův test závislost predikované síly stisku čelistí samic na formě po odfiltrování vlivu velikosti hlavy (HL) (červeně jsou znázorněny signifikantní výsledky)

	Forma	<i>p</i> -hodnota
1	V x B	0.000033
2	LAB	0.177408
3	V	
4	M x A	0.000033
5	B	0.007023
6	M x (M x A)	0.000033
7	EA	0.000033

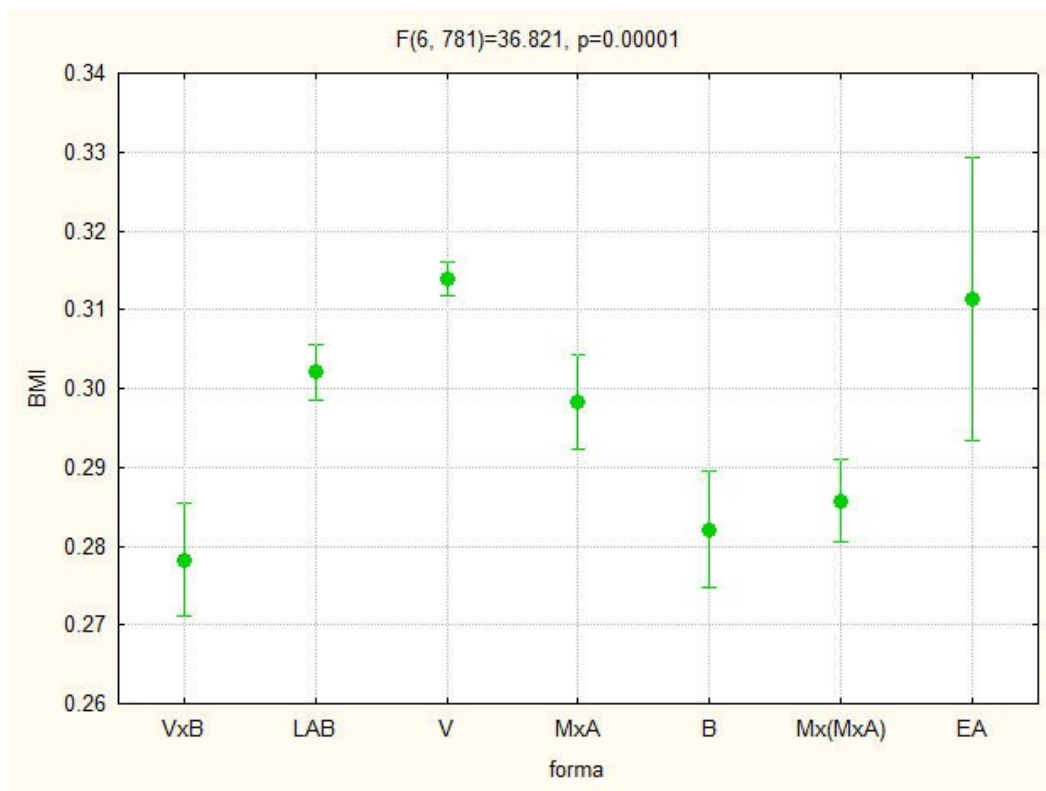
Samotný efekt pohlaví byl zkoumán pouze u velké formy *E. macularius*. Závislost síly stisku čelistí na pohlaví byla prověřována v programu R, kam jako náhodný faktor vstupovalo ID jedince. Jako průkazný se ukázal efekt délky hlavy (ANOVA: $F_{(1,290)} = 42.809, p < 0.0001$), vliv pohlaví (ANOVA: $F_{(1,290)} = 13.130, p = 0.0003$) a jejich interakce (ANOVA: $F_{(1,290)} = 21.074, p < 0.0001$). Konstrukce modelu v programu R:

- `m1<-lme(lnMaxBitePerSession~lnHL*sex, random=~1|ID)`. Samci mají signifikantně větší maximální sílu stisku čelisti než samice. (Tab. 12)

Tabulka 12 Koefficienty GLM modelu (vysvětlovaná proměnná maximální síla stisku, logaritmovaná), vysvětlující proměnné: délka hlavy (lnHL, logaritmovaná), pohlaví (sex) a jejich interakce. Porovnáváno vůči síle stisku čelistí u samic.

	Hodnota	SE	DF	t-value	p-value
(Intercept)	-1.424345	0.2688810	290	-5.297306	0
lnHL	1.625021	0.1910117	290	8.507445	0
sexM	2.319501	0.5320245	290	4.359764	0
lnHL:sexM	-1.700603	0.3704511	290	-4.590628	0

Posledním námi zkoumaným efektem byl vliv kondice na sílu stisku čelistí respektive, jestli se námi zkoumané formy liší v kondici. Výsledky GLM modelu závislosti BMI na formě (Obr. 29) byly vysoce signifikantní ($F_{(6,781)} = 36.821, p < 0.00001$) a post-hoc Dunnettův test (Tab. 13) při srovnání ostatních forem vůči V ukázal signifikantní výsledky pro všechny formy s výjimkou EA.

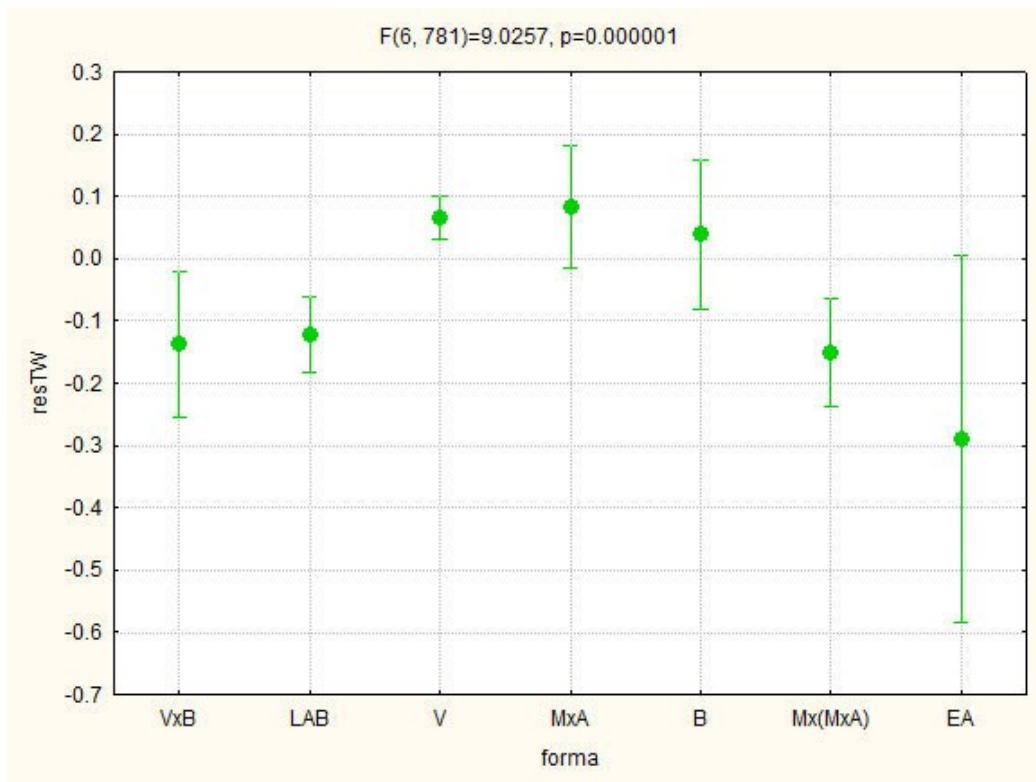


Obr. 29 Závislost Body Mass Indexu (BMI) na formě.

Tabulka 13 Post-hoc Dunnettův test závislost Body Mass Indexu (BMI) na formě (červeně jsou znázorněny signifikantní výsledky)

	Forma	<i>p</i> -hodnota
1	V x B	0.000036
2	LAB	0.000036
3	V	
4	M x A	0.000042
5	B	0.000036
6	M x (M x A)	0.000036
7	EA	0.999219

Dalším prověřovaným rozměrem byla residuální hodnota šířky ocasu (resTW). GLM model závislosti resTW na formě (Obr. 30) také ukázal vysoce signifikantní výsledky ($F_{(6,781)} = 9.0257, p < 0.000001$). Post-hoc Dunnettův test (Tab. 14) při srovnávání vůči formě V ukázal prokazatelné rozdíly pro LAB, V x B a M x (M x A).



Obr. 30 Závislost residuální hodnoty šířky ocasu (resTW) na formě.

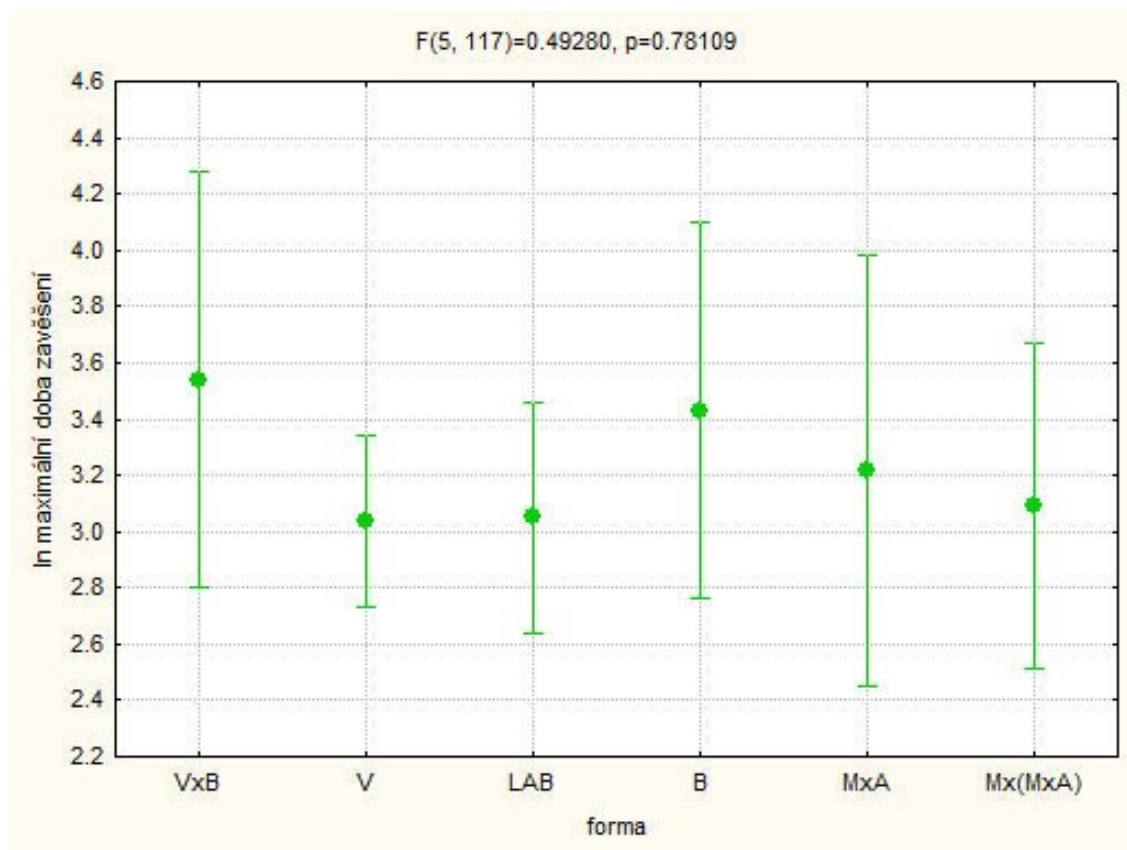
Tabulka 14 Post-hoc Dunnettův test závislost residuální hodnoty šířky ocasu (resTW) na formě (červeně jsou znázorněny signifikantní výsledky)

	Forma	<i>p-hodnota</i>
1	V x B	0.005356
2	LAB	0.000036
3	V	
4	M x A	0.999146
5	B	0.992766
6	M x (M x A)	0.000061
7	EA	0.078171

Na závěr jsme se prostřednictvím lineární regresní analýzy podívali, kolik variability v datech vysvětlují BMI a resTW. Vysvětlovanou proměnnou byla v tomto případě reziduální hodnota maximální síly stisku. Obě proměnné vysvětlují ani ne 1% variability (BMI ($r^2=0.0064$) a relTW ($r^2=0.0014$)).

5.4 Test vytrvalosti

V tomto případě jsme si kladli otázku, jestli se gekončiči budou lišit v délce zavěšení v závislosti na konkrétní formě. V analýze kovariance (Obr. 31) po odstranění vlivu SVL nebyly prokázány signifikantní rozdíly (ANCOVA, $F_{(5,117)} = 0.49380, p = 0.78109$). Post-hoc Dunnettův test byl při porovnání forem vůči formě V rovněž bez průkazných výsledků (Tab. 15). Tyto výsledky ukazují, že v datech nezůstává dostatek variability, která by byla vysvětlitelná na základě rozdílné formy.



Obr. 31 Závislost maximální doby zavěšení na formě po odfiltrování vlivu velikosti těla (SVL).

Tabulka 15 Post-hoc Dunnettův test závislost maximální doby zavěšení na formě po odfiltrování vlivu velikosti těla (SVL)

	Forma	<i>p</i> -hodnota
1	V x B	0.507563
2	LAB	0.999999
3	V	
4	M x A	0.948595
5	B	0.633263
6	M x (M x A)	0.999771

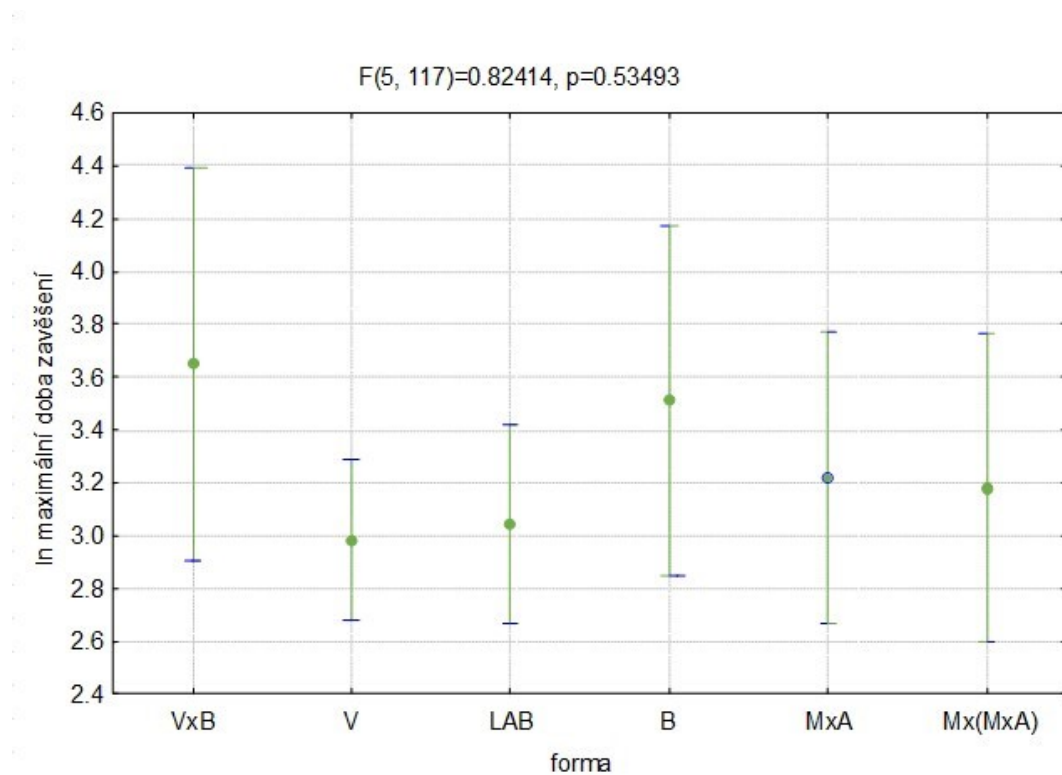
Dále jsme v programu R vytvořili model, který nám měl odpovědět na otázku, který z vložených faktorů (váha, SVL, pohlaví, BMI, resTW) vysvětluje nejvíce variability v získaných datech. Postupným zjednodušováním tohoto modelu se ukázal jako průkazný faktor forma v interakci s BMI (ANOVA: $F_{(5,112)} = 2.6813, p = 0.025$). Vůči velké formě se v délce závěsu průkazně liší hybrid M x (M x A) a na hranici průkaznosti ještě laboratorní forma a hybridi V x B a M x A (Tab. 16). Konstrukce modelu v programu R:

- `m7<-lme(lnHang~Forma*BMI, random=~1|ID,method="REML")`.

Tabulka 16 Koeficienty redukovaného GLM modelu (vysvětlovaná proměnná délka zavěšení, logaritmovaná) pro jednotlivé formy-B (Bílá), LAB (Laboratorní), M x A (F1 hybrid *E. macularius* a *E. angramayniu*), M x (M x A) (BC hybrid *E. macularius* a *E. angramayniu*), V x B (F1 hybrid forem *E. macularius*) a v interakci s Body Mass Indexem (BMI). Červeně jsou označeny hodnoty na hladině $P < 0.1$.

	Hodnota	SE	DF	T-value	P-value
intercept	2.99486	1.909807	248	1.5681456	0.1181
B	-8.13743	7.084892	112	-1.1485616	0.2532
LAB	-5.78100	3.295963	112	-1.7539652	0.0822
M x A	-15.12236	8.679291	112	-1.7423492	0.0842
M x (M x A)	-9.65376	4.425842	112	-2.1812264	0.0313
V x B	11.58857	7.379324	112	1.5704109	0.1191
BMI	-3.12345	6.224189	248	-0.5018246	0.6162
B:BMI	28.74356	24.472206	112	1.1745388	0.2427
LAB:BMI	19.78043	10.914660	112	1.8122807	0.0726
M x A:BMI	51.24322	28.953840	112	1.7698246	0.0795
M x (M x A):BMI	33.89654	15.251030	112	2.2225738	0.0283
V x B:BMI	-39.56587	25.746958	112	-1.5367202	0.1272

Následně vytvořená analýza kovariance po odstranění vlivu BMI rovněž neprokázala signifikantní rozdíly v délce zavěšení mezi formami (ANCOVA, forma $F_{(5,117)} = 0.82414, p = 0.53493$ (Obr. 32). Post-hoc Dunnettův test byl při porovnání forem vůči formě V rovněž bez průkazných výsledků (Tab. 17). Tyto výsledky ukazují, že v datech nezbyvá dostatek variability, která by byla vysvětlitelná na základě rozdílné formy.



Obr. 32 Závislost maximální doby zavěšení na formě po odfiltrování vlivu Body Mass Indexu (BMI)

Tabulka 17 Post-hoc Dunnettův test závislosti maximální doby zavěšení na formě po odfiltrování vlivu Body Mass Indexu (BMI)

	Forma	<i>p-hodnota</i>
1	V x B	0.499794
2	LAB	0.999999
3	V	
4	M x A	0.946808
5	B	0.626132
6	M x (M x A)	0.999761

6 Diskuze

6.1 Vliv hybridizace na fitness u mezidruhových a vnitrodruhových hybridů

První otázkou, kterou jsme si v této práci kladli, bylo, zdali se jednotlivé druhy gekončků, jejich formy a hybridy od sebe liší v síle stisku čelistí. Naším předpokladem bylo, že vzhledem k odlišné velikosti a morfologii těla, se vůči sobě budou jak formy, tak oba druhy společně s jejich hybridy lišit v síle stisku.

Jelikož velikost těla hraje v životě organismů významnou roli a jsou s ní úzce svázané jak morfologické, tak fyziologické proměnné (Schmidt-Nielsen 1984), bylo potřeba tento fakt v analýze dat zohlednit a pokusit se vliv velikosti minimalizovat. Všechny vytvořené zobecněné lineární modely pro porovnání síly stisku v závislosti na formě jedinců byly průkazné. Nicméně post-hoc analýzy, kde byly jednotlivé formy porovnávány vůči velké formě, se od sebe mírně lišily. Pokud byla jako vysvětlující proměnná použita pouze maximální síla stisku za sezení, pak se od velké formy odlišovaly všechny ostatní formy s výjimkou LAB. V případě, kdy byla použita jako vysvětlující proměnná reziduální hodnota síly stisku, ukazovala post-hoc analýza rozdíly pouze mezi V a V x B, B, EA a nikoli mezi mezidruhovými hybridy. Zobecněný lineární model, kam jako vysvětlující proměnná vstupuje reziduální hodnota síly stisku, je poměrně běžným způsobem, jak minimalizovat vliv velikosti. Z našich dat se však zdá, že to nemusí být vždy nejvhodnější způsob. Při ověřování, zdali se velikost síly stisku škáluje u všech forem stejně jsme narazili na problém, že sklon přímek je pro jednotlivé formy různý. Tedy, že velikost síly stisku roste s velikostí hlavy pro jednotlivé formy v různém poměru. Proto jsme vytvořili zobecněný lineární model, kam byla vložena jako vysvětlující proměnná predikovaná síla stisku čelistí, která říká, jak by vypadala síla stisku, pokud by rostla v poměru zjištěném pro velkou formu. Post-hoc analýza pro všechny jedince v tomto případě ukazuje, že se od V formy odlišují všechny ostatní skupiny gekončků. Stejná analýza provedená jen pro samice říká, že se od V formy neliší pouze forma laboratorní.

Tyto výsledky, byť se nám nepodařilo se zcela zbavit vlivu velikosti, naznačují, že rozdíly mezi testovanými formami jsou výsledkem rozdílné morfologie hlavy. Jako nejlepší prediktory síly stisku se jeví délka hlavy a přepona, které v datech vysvětlují nejvíce variability (HL 22.6 %, přepona 22.8 %). Délka hlavy společně s její šířkou byla jako nejdůležitější rozměr pro predikci síly stisku zjištěna například u druhu *G. galloti* (Herrel et al. 1999) či u *Sauromaleus ater* (Lappin et al. 2005). V našem případě však šířka hlavy vysvětluje nejméně variability ze sledovaných proměnných (HW 13.3 %). Výsledky dále poukazují na to, že rozdíly nejsou dané pouze pohlavním dimorfismem ve velikosti hlavy, který se jak u *E. macularius*, tak u *E. angramayniu* vyskytuje (Kratochvíl a Frynta 2002).

Někdy bývá se silou stisku spojována i kondice zvířat. Vztah mezi kondicí a silou stisku byl nalezen například u druhu *Anolis carolinensis* (Henningsen a Irschick 2012) či u samců hatérie *Sphenodon punctatus* (Herrel et al. 2010). Oba dva vytvořené zobecněné lineární modely sledující závislost kondice (BMI, resTW) na formě gekončků byly průkazné a jednotlivé formy se od sebe liší v kondici. V případě, kdy je vysvětlující proměnnou BMI, se od V formy odlišují všechny ostatní formy s výjimkou EA. Pokud vysvětlující proměnnou reTW pak se od V formy odlišuje pouze V x B, LAB, M x (M x A). Z našich dat vyplývá, že přestože rozdíly v kondici mezi formami existují, tak zřejmě nemají zásadní vliv na sílu stisku. Kondice podle našich výsledků vysvětluje ani ne 1 % variability a hraje proto celkem zanedbatelnou roli.

Na tomto místě je také důležité zmínit, že design testu síly stisku byl vhodně nastaven a mezi jednotlivými koly pokusu nedochází k únavě zvířat a snižování síly stisku. Naopak průměrná síla stisku je v rámci jednoho kola nejvyšší při třetím skusu. Ochota gekončků spolupracovat v tomto testu byla vysoká. Opakovatelnost jednotlivých kol pokusu byla také poměrně vysoká (1. sezení $r = 0.526$, 2. sezení $r = 0.541$, 3. sezení $r = 0.578$) v kontextu hodnot, které jsou u ektotermních živočichů hodnoceny jako dobře opakovatelné ($r = 0.24$) (Bell et al. 2009). Samotný typ testu by tedy neměl mít negativní dopad na získané výsledky.

Při porovnání síly stisku čelistí rodičovských druhů *E. macularius* a *E. angramayniu* společně s jejich hybridy F1 a BC se ukazuje, že nejvyšší silou stisku disponuje EA a nejnižší silou stisku velká forma EM. Mezidruhová hybridizace vykazuje intermediární charakter, což bývá zejména pro první generace hybridů typické. Jak již bylo zmíněno v přehledu literatury, F1 generace hybridů má hodnotu přežívání srovnatelnou s oběma rodičovskými druhy. Nicméně jejich líhivost (44 %) je v porovnání s EM (92 %) výrazně snížena a je tedy možné, že by mohla vést k nižší konkurenceschopnosti s tímto rodičovským druhem. V zásadě se ale hodnota jejich líhivosti podobá líhivosti EA, která v laboratorních podmínkách činí 34 % a pro kterou neznáme přesné inkubační podmínky. Je otázkou nakolik se do snížené líhivosti F1 generace hybridů promítá nekompatibilita genomu a nakolik nedostatečná znalost podmínek inkubace (Lásková 2008; Jančúchová-Lásková et al. 2015b). I za předpokladu, že by byla líhivost F1 generace vůči EM snížena z důvodu hybridizace, nelze automaticky říci, že tyto hybridy nakonec nebudou srovnatelně či více úspěšné než rodičovský druh. Například u partenogenetického gekona *Heteronotia binoei* byla také zaznamenána snížená líhivost v porovnání s rodičovskými druhy (Kearney a Shine 2005). Jejich hybridní původ jim však dopomohl k větší přizpůsobivosti k teplotním změnám prostředí a také k vyšší vytrvalosti oproti rodičovským druhům (Kearney et al. 2005). Oba dva faktory pravděpodobně hrají roli v jejich úspěšném šíření a ve větším areálu výskytu, než mají jejich rodičovské druhy. Soudím proto, že i v tomto případě by nemusela být snížená líhivost nepřekonatelnou překážkou pro úspěch těchto hybridů.

F1 hybridi se od rodičovských druhů také odlišují morfologií těla a růstovými parametry. V dospělosti jsou větší než EM a po fenotypové stránce se podobají spíše EA. Dospělé velikosti navíc dosahují rychleji než EA, což by jim mohlo umožnit dříve se zapojit do reprodukce (Jančúchová-Lásková et al. 2015b; Frynta et al. 2018). Je možné, že by tak hybridní samci mohli získat určitou výhodu v souboji o teritoria a potenciálně být i úspěšnějšími v přístupu k samicím. Takováto výhoda byla zaznamenána u hybridních jedinců mezi druhem *Cyprinodon pecosensis* a *C. variegatus* (Rosenfield a Kodric-Brown 2003).

Většina F1 hybridů je plodných a úspěšně se kříží s druhem EM, nikoli však s EA. Neúspěšné křížení s EA může být dáno nekompatibilitou genomu, ale vzhledem k tomu, že v původní studii Lásková (2008) byli k dispozici jen dva samci EA se tato hypotéza prozatím nedá ani potvrdit ani vyvrátit. Vznikající BC hybridy jsou v dospělosti o něco větší než EM. Jejich líhnivost a životaschopnost je srovnatelná s EM (Jančúchová-Lásková et al. 2015b).

V porovnání s rodičovskými druhy i F1 hybridy se BC hybridy zdají být více náchylní k napadení gastrointestinálním parazitem rodu *Cryptosporidia* a častěji tomuto parazitovi i podlehnou (vlastní pozorování). Zvýšení zátěže parazitů u hybridů zřejmě není nic neobvyklého. V několika případech bylo zjištěno, že hybridní jedinci jsou parazity napadáni ve větší míře než rodičovské druhy. Jedná se například o hybridy mezi druhy kachen *Anas platyrhynchos* a *Anas rubripes*, kteří jsou častěji parazitováni druhem protozoí *Sarcocystis sp.* (Mason a Clark 1990). Dalším případem jsou sterilní F1 hybridy mezi dvěma druhy kaprovitých ryb *Alburnus alburnus* a *Rutilus rutilus*, kteří byli v mnohem větší míře parazitováni druhem žábrohlistů *Diplozoon sp.* i druhem motolic *Bolbophorus confusus* (Dupont a Crivelli 1988). U hybridů mezi druhy *Mus musculus* a *Mus domesticus* se ukázalo, že jsou více náchylní k parazitaci hlísticemi (Mouliá et al. 1991) a podle laboratorních pokusů je tato větší náchylnost dána geneticky (Derother et al. 1997).

S výjimkou odolnosti proti parazitům však všechny výše zmíněné údaje naznačují, že hybridizace má pozitivní vliv na fitness jak u F1 hybridů, tak u BC hybridů.

Hůře tomuto parazitovi odolávají i vnitrodruhová hybridy mezi V a B formou EM. Na druhou stranu ostatní údaje u hybridů V x B naznačují pozitivní vliv hybridizace na fitness. V porovnání s rodičovskými druhy disponují nejvyšší silou stisku čelistí. Líhnivost těchto hybridů je srovnatelná s rodičovskými druhy, plodnost je zachována a dochází k úspěšnému vzniku F2 generace hybridů (Lásková 2008). Vzhledem k tomu, že v prvních generacích hybridů se obvykle nejvíce projevuje efekt heteroze (Barton 2001), by se dalo očekávat, že budou disponovat i vyšší růstovou rychlostí, podobně jako tomu je u F2 generace (Lásková 2008).

Proč je právě zvýšení síly stisku hybridů považováno za pozitivní vliv hybridizace? Důvodů může být hned několik. Jedním z nich může být rozšíření potravní nabídky. Jak *E. macularius*, tak *E. angramainyu* se živí různými druhy hmyzu (brouky, kobylkami, pavouky,

štíry či housenkami) a větší jedinci i mláďaty drobných savců (Seufer et al. 2005). Jelikož se jednotlivé druhy potravy liší ve své tvrdosti, vyžadují také odlišnou sílu stisku potřebnou ke svému zpracování. Ze studií měřících tvrdost (hardness) hmyzu vycházejí obecně jako nejtvrďší potrava brouci a až na výjimky se tvrdost kořisti zvyšuje s její velikostí (Herrel et al. 1996; Aguirre et al. 2003). Korelace mezi tvrdostí preferované potravy a silou stisku čelistí byla nalezena například u ještěrky *Podarcis muralis* (Herrel et al. 2001a) či u 14ti druhů chameleonů rodu *Bradypodion*. I zde měly druhy s vyšší silou stisku ve svém jídelníčku zahrnuté větší množství tvrdší kořisti (Dollion et al. 2017).

Velikost kořisti hraje při jejím výběru rovněž významnou roli a může být pro některé druhy limitujícím faktorem. Například u příbuzného druhu gekona *Coleonyx variegatus* bylo zjištěno, že velikost potravy se zvyšuje s velikostí hlavy (Parker a Pianka 1974). Podle studie Herrel et al. (1996) u ještěrky *Podarcis hispanica atrata* bylo zaznamenáno, že s větší velikostí hlavy roste i schopnost více rozevřít čelisti. V našem případě to platí pro oba druhy testovaných gekončků, protože jsou při výběru potravy omezeni tím, jak moc dokáží rozevřít čelisti.

Jak mezidruhová, tak vnitrodruhová hybridní gekončků mají větší hlavu i sílu stisku než alespoň jeden z rodičů, což jim nepochybně umožní lovit nejenom tvrdší, ale i větší kořist. Vyšší síla stisku by hybridům mohla umožnit obsadit odlišnou potravní niku, než jakou mají rodičovské druhy. Případně by mohlo dojít k jejímu rozšíření podobně jako bylo zjištěno u pěti druhů ještěrek rodu *Nucras* (Edwards et al. 2013). Tím by mohlo dojít k omezení konkurence mezi hybridy a rodičovskými druhy a umožnit jejich vzájemnou koexistenci. Zároveň by to pro ně mohlo být výhodné v období, kdy by se stal nějaký typ kořisti nedostatkovým zbožím. To by naznačovala i práce Measey et al. (2011) u dvou populací chameleonů *Bradypodion pumilum*, kde byla vyšší síla stisku důležitější pro populaci nacházející se v prostředí s omezenou potravní nabídkou.

Změna v preferovaném typu potravy byla objevena i u hybridních jedinců tzv. Darwinových pěnkav mezi druhy *Geospiza fortis*, *G. scandens* a *G. fuliginosa*. V porovnání s rodičovskými druhy měli hybridní intermediární velikost i tvar zobáků, což jim umožnilo zpracovávat potravu efektivněji a zahrnout do jídelníčku větší množství různých druhů semen rostlin. Zřejmě díky tomuto rozšíření potravní niky byli hybridní schopni během suchých sezon přežívat stejně dobře, či dokonce lépe než rodičovské druhy (Grant a Grant 1996). Herrel et al. (2005) navíc ukázal, že s hlubšími a širšími zobáky roste u Darwinových pěnkav síla stisku a umožňuje jim do jídelníčku zařadit větší či tvrdší semena. Hybridní tedy patrně budou disponovat vyšší silou stisku než alespoň jeden z rodičovských druhů.

Vyšší síla stisku může ovlivňovat i antipredační chování. Vyšší síla stisku je prostřednictvím účinnějšího a rychlejšího zpracování potravy spojována s nižším rizikem predace. Poukázáno na to bylo například v práci Verwaijen et al. (2002) u dvou druhů ještěrek *Lacerta*

oxicephala a *Podarcis melisellensis*. Pokud by došlo ke střetu s predátorem, dala by se teoreticky vyšší síla stisku využít k odrazení nepřítele (Márquez a Cejudo 2000). Práce Herrel et al. (2009) také ukázala, že zřejmě existuje vztah mezi vyšší silou stisku a vyšší agresivitou u druhu *Tupinambis merianae* nezávisle na pohlaví testovaných jedinců. Jedinci s vyšší silou stisku měli tendenci snižovat útěkovou odpověď a vyznačovali se i nižší rychlostí sprintu. Naznačuje to, že zde existuje nějaké trade-off mezi schopnostmi k boji a schopnostmi k útěku. Nicméně většina dospělců *E. macularius* při simulaci střetu s predátorem v laboratorních podmínkách volí spíše útěk než útok. Navíc se zdá, že větší jedinci volí častěji útěk než jakoukoli jinou antipredační strategii (Landová et al. 2013).

E. macularius i *E. angramayniu* jsou teritoriální druhy (Sakata et al. 2002) a větší síla stisku by mohla být výhodná při samčích střetech a soubojích o teritoria a potenciálně samice (Huyghe et al. 2005; Lappin a Husak 2005, Herrel et al. 2009). Z našich dat pro velkou formu *E. macularius* vyplývá, že samci mají vyšší sílu stisku než samice. Pro ostatní testované skupiny to bohužel nebylo možné ověřit z důvodu nedostatečného počtu samců, ale je pravděpodobné, že kdybychom jich měli dostatečný počet, pak by se rozdíl v síle stisku mezi pohlavími prokázal i u nich. V celé skupině Eublepharidae mají samci relativně větší hlavy v porovnání s konspecifickými samicemi s výjimkou druhů *Holodactylus africanus* a *Goniurosaurus kuroiwae*. Dva posledně jmenované druhy nejsou teritoriální a mezi samci neprobíhají souboje. Podle studie Kratochvíl a Frynta (2002) je to nepřímý důkaz, že hlava slouží jako zbraň při samčích agresivních střetech. Podobné závěry jsou předkládány i u druhu *C. collaris* (Lappin a Husak 2005) či *C. antiquus* (Husak et al. 2006) s tím rozdílem, že největší význam přikládají právě velikosti síly stisku. Bylo také zjištěno, že samci, kteří disponují vyšší silou stisku dominují nad samci s nižší silou stisku a častěji z těchto interakcí vycházejí jako vítězové (Lailvaux et al. 2004; Huyghe et al. 2005; Husak et al. 2006A; Henningsen a Irschick 2012). Zdá se proto, že hybridní jedinci by mohli díky vyšší síle stisku získat výhodu v porovnání s alespoň jedním rodičovským druhem. Dominance v agresivních střetech samců u gekončků prozatím nebyla zkoumána. Určitě by do budoucna bylo zajímavé zjistit, jestli samci, kteří koušou více, jsou i dominantnější a spíše vyhrávají při střetech s dalšími samci.

Důležité je také to, jak moc budou hybridní samci úspěšní u samic. Z dostupných studií vyplývá, že vyšší síla stisku u samců zřejmě vede k vyššímu úspěchu při páření. U druhu *Crotaphytus collaris* bylo zjištěno, že síla stisku predikuje to, s kolika domovskými teritorii samic se překrývá teritorium samců (Lappin a Husak 2005). Autoři ve studii Husak et al. (2009) pak na základě testů paternity ukázali, že ti jedinci, kteří koušou více, zplodí i více potomků než ti, co mají nižší sílu stisku. Síla stisku však v tomto případě není jedinou proměnnou, která zvyšuje reprodukční úspěch. U tohoto druhu je s vyšším reprodukčním úspěchem spojena i vyšší rychlost

sprintu, která je zřejmě důležitým faktorem pro udržení získaných či vybojovaných teritorií (Husak et al. 2006b). Pozitivní korelace mezi vyšší silou stisku a úspěchem při páření byla nalezena i u volně žijící populace hatérií *Sphenodon punctatus* (Herrel et al. 2010). Vnitrodruhové i mezidruhové hybridy gekončků by proto mohla vyšší síla stisku zvýhodňovat v porovnání s rodiči a vést k většímu reprodukčnímu úspěchu a v důsledku i k vyšší fitness.

Hybridi se, ale od rodičů odlišují nejen v morfologii, ale i ve zbarvení (Lásková 2008; Jančúchová-Lásková et al. 2015). Bude proto také záležet na tom, jestli samice budou mít o tyto samce zájem. Práce Jančúchová-Lásková (2017) však naznačuje, že samice *E. macularius* i *E. angramyniu* možná až zas tak neřeší výběr partnera a případný úspěch páření je pravděpodobně z velké části ovlivněn receptivitou samic. Samice si zřejmě nevybírají partnera jen na základě jejich morfologie, což by pro hybridní samce mohlo být pozitivním signálem. Například samice *C. pecosensis* preferovala na základě určitých vodítek cizího samce *C. variegatus* nad konspecifickým partnerem (Rosenfield a Kodric-Brown 2003). V práci Johnson et al. (2014) si dokonce samice obou druhů mečovek (*Xiphophorus birchmani* a *X. malinche*) k páření přednostně vybíraly hybridní samce.

Druhou důležitou otázkou bylo, zda se druh *E. macularius*, jeho formy, vnitrodruhové a mezidruhové hybridy s *E. angramainyu* od sebe liší ve vytrvalosti. Z důvodu nízkého počtu jedinců a neochoty ke spolupráci v tomto testu nefigurují jedinci *E. angramainyu*. Vzhledem k odlišné velikosti i tělesné hmotnosti rodičovského druhu *E. macularius* a jeho hybridů, jsme předpokládali, že se od sebe jednotlivé testované skupiny budou lišit. Přestože velikost či hmotnost nejsou jednoznačné prediktory určující vytrvalost bývají s ní spojovány (Garland 1984, 1987; Le Galliard a Ferriere 2008).

Vytvořené zobecněné lineární modely však po odstranění vlivu velikosti a případně kondice (BMI) nebyly průkazné a ani post-hoc testy neprokázaly odlišnost jednotlivých skupin od velké formy *E. macularius*. Při ověření, která z proměnných vysvětluje nejvíce variability v získaných datech se ukázalo, že BMI je v interakci s formou testovaných gekončků. Při porovnání vůči velké formě je interakce s BMI průkazná pro BC hybrida Mx(MxA) a hraničně vychází i pro F1 hybrida MxA, vnitrodruhového hybrida *E. macularius* VxB a laboratorní formu. Oproti počtu jedinců velké formy vstupujících do analýzy, je počet jedinců v ostatních skupinách relativně malý. Navíc i v délce závěsu jsou poměrně malé rozdíly mezi testovanými skupinami. Získané výsledky však naznačují, že jedinci, kteří jsou lehčí a mají tím pádem i horší hodnotu BMI by mohli vydržet viset déle právě proto, že jsou lehčí. Nejde ani tak o kondici samotnou, protože při vložení kondice jako residuálu šířky ocasu (resTW) nebyla interakce prokázána. Spíše zde opravdu hraje roli velikost testovaných jedinců.

Důvodů, proč naše předpoklady nebyly, potvrzeny může být více. Námí navržený test vytrvalosti poskytuje testovaným živočichům dostatek času pro odpočinek a ukazuje se i jako dobře opakovatelný ($r=0.3$). Přesto tato metoda, kdy se vytrvalost měří jako doba zavěšení zvířete na horizontálně umístěné mřížce, nemusí být pro její zjištění příliš vhodná a využitím jiné metody bychom získali odlišné výsledky. Testování vytrvalosti je obvykle prováděno jako pohybová aktivita na pohyblivém pásu (Huey et al. 1984; Le Galliard a Ferriere 2008). Takovýto typ testu by mohl lépe odpovídat ekologickým nárokům gekončků například při shánění potravy či hledání partnera. Tyto aktivity mohou být pro gekončiky významnější než výhody, které by jim mohla poskytnout delší doba zavěšení (např. lepší překonávání překážek či zhoršená dostupnost jedinců pro predátory). Na druhou stranu je ochota gekončků spolupracovat v lokomočních testech nízká a potýká se s problémem nízké motivace k běhu (Eva Landová, osobní sdělení). Ochota spolupracovat v testu zavěšení se zdála být nižší než v testu síly stisku čelistí. Pokud ale gekončik spolupracoval, pak v zásadě nebyl problém s motivací k udržení se na mřížce. Je možné, že v ochotě spolupracovat v testu hraje roli i personalita (Hášová 2016). Výzkum, zda u gekončků nočních existuje personalita a zda je stabilní v čase nebo se mění v průběhu ontogeneze není prozatím zcela jasné. K určitému zkreslení získaných hodnot délky zavěšení mohlo dojít i z důvodu poškození drápků či článků prstů pokusných jedinců. Tato poškození se bohužel mohou objevit jako následek nedokonalého svlékání staré kůže.

Podle některých studií, může performanci ovlivnit i stáří jedinců. Tyto studie se však zabývají porovnáváním vytrvalosti mezi juvenilními či subadultními a adultními jedinci (Clobert et al. 2000; Le Galliard a Ferriere 2008). Zde skutečně může docházet k rozdílům ve vytrvalosti ať už z důvodu rozdílné velikosti, predačního tlaku či odlišného chování těchto skupin. Gekončici, kteří byli v testech využíváni se věkově pohybovali od 7 do 14 let. Jde tedy pouze o adultní jedince, kteří jsou relativně mladí, vzhledem k tomu, že doba jejich dožití se v zajetí může pohybovat až kolem 25 let (Daniel Frynta, osobní sdělení). U žádných jedinců jsem ani nepozorovala viditelné známky stáří, tak jako jsou známé například od varanů. Stáří jedinců zde proto podle mě nijak významně neovlivňuje naměřené hodnoty vytrvalosti.

Na rozdíl od stáří by zde mohlo hrát určitou roli zatížení parazity. Největším problémem v chovech je onemocnění, které vyvolává parazit rodu *Cryptosporidia*. Toto onemocnění se projevuje nechutí k jídlu a postupným hubnutím zvířat. Do pokusů sice byli zahrnuti pouze zdravě vypadající a dobře živení jedinci, ale z praxe víme, že i jedinci, kteří nevykazují viditelné známky parazitace mohou být těmito parazity napadeni. Některé skupiny gekončků (B, VxB, BC hybrid) se navíc zdají být více náchylné k těmto parazitům. Teoreticky by to mohlo vést ke snížení vytrvalosti u takových jedinců. Snížení vytrvalosti u plazů napadených parazity bylo zaznamenáno například u adultních jedinců *Tiliqua rugosa* (Main a Bull 2000), *Sceloporus woodi*

(Orton et al. 2020) a juvenilních jedinců *Lacerta vivipara* (Clobert et al. 2000). Důvodem je pravděpodobně vliv parazitů na metabolismus hostitele (Robar et al. 2011). To by podporovaly i práce u několika druhů plazů, kde byl nalezen pozitivní vztah mezi maximální metabolickou rychlostí a vytrvalostí (Garland 1984, 1987; Clemente et al. 2009).

Nicméně je také možné, že všechny skupiny testovaných gekončků mají takovou hodnotu vytrvalosti, která jim pohodlně umožňuje vykonávat základní aktivity jako je hledání potravy či partnera. Její zvyšování by tak bylo jen zbytečným plýtváním energie, přestože některé studie naznačují, že vyšší hodnoty vytrvalosti mohou být výhodné například právě při shánění potravy (Garland a Losos 1994; Garland 1999; Van Damme a Verwajen 2008), útěku před predátorem (Miles et al. 2001), při soubojích samců či zisku partnera (Garland et al. 1990; Robson a Miles 2000; Perry et al. 2004).

Na druhou stranu, ale z výsledků vyplývá, že hybridí jsou minimálně tak schopní jako jejich rodičovský druh *E. macularius* a fitness hybridů bychom na základě vytrvalosti mohli označit za rovnocennou. Přestože hybridizace může vést ke zvýšení fitness hybridů (Rosenfield a Kodric-Brown 2003; Seiler a Keeley 2007; Johnson et al. 2010; Johnson et al. 2014), ne vždy tomu tak je (Cullum 1997; Mee et al. 2011). Například hybridí vzniklí křížením druhů *Ctenophorus modestus* a *Ctenophorus decresii* se od rodičovských druhů nelišili ani v rychlosti a ani v síle stisku čelistí (Dong et al. 2021). Partenogenetičtí plazi rodu *Cnemidophorus* (Cullum 1997) a hybridí mezi střevlemi z čeledi Cyprinidae (Mee et al. 2011) měli dokonce horší performanční schopnosti. Případně mohou hybridí získat výhodu jen v jednom či několika faktorech, ale ne nutně ve všech. Například hybridní druh gekona *H. binoei* má vyšší vytrvalost a je přizpůsoben k pohybu v širším teplotním rozmezí než rodičovské druhy (Kearney et al. 2005), ale má sníženou líhnivost (Kearney a Shine 2005).

6.2 Rozdíly v síle stisku čelistí mezi morfotypy *E. macularius*

Odhlédneme-li od hybridizace, neméně zajímavým výsledkem jsou i rozdíly v síle stisku mezi velkou a bílou formou *E. macularius*. V tomto případě vyšší silou stisku disponuje velká forma. Kromě síly stisku se B forma od V formy odlišuje i tvarem hlavy, a navíc má v porovnání s velkou formou relativně delší zadní nohy a je celkově gracilnější (Lásková 2008). Areál výskytu gekončků *E. macularius* je poměrně rozsáhlý a obsahuje jak suchá otevřená prostředí, tak i prostředí s vlhčím klimatem a porosty keřů (Seufer et al. 2005).

Jelikož každé prostředí klade na živočichy trochu jiné nároky, lze předpokládat, že se bude odrážet i v jejich morfologii, fyziologii a performanci. Například u několika druhů ze skupiny Lacertidae (Bauwens et al. 1995), u 8 druhů Anolisů z čeledi Dactyloidae (Irschick and Losos 1998, 1999) či u 19 druhů plazů z čeledi Scincidae (Goodman et al. 2008) byl nalezen vztah mezi délkou zadních končetin a vyšší maximální rychlostí. Délka končetin a případně zvýšená rychlost

sprintu mohou vést k tomu, že živočich bude preferovat určitá prostředí, která lépe odpovídají jeho schopnostem i potřebám (Irschick a Losos 1999; Goodman et al. 2008; Clemente et al. 2009b). Vyšší síla stisku zase může být výhodná v prostředí s omezenou potravní nabídkou (Measey et al. 2011), v prostředí s hojností větší či tvrdší potravy (Herrel et al., 1999; Herrel et al. 2001a; Dollion et al. 2017) či v prostředí s vnitrodruhovou či mezidruhovou kompeticí (Herrel et al. 1996; Herrel et al. 2001a; Verwaijen et al. 2002).

Rozdílná síla stisku mezi velkou a bílou formou společně s morfometrickými údaji, které byly získány v práci Lásková (2008) by proto mohly odrážet přizpůsobení k odlišnému typu habitatu a podporovat hypotézu existence více alopatrických populací gekončíka nočního.

6.3 Vliv domestikace na performanci

Poslední okruh se zaměřuje na otázku, zda se u gekončků nočních chovaných dlouhodobě v zajetí (laboratorní forma, LAB) projeví efekt domestikace či nikoli. Jedná se o jedince, kteří v zajetí žijí od 70. let 20. stol. Nejmladší jedinci použítí v této práci jsou potomky 20. generace. Vytvořené zobecněné lineární modely neukázaly žádné rozdíly mezi laboratorní formou a velkou formou *E. macularius* jak pro test síly stisku čelistí, tak pro test vytrvalosti.

Laboratorní forma si tedy i po dvaceti generacích chovu v zajetí zachovává srovnatelnou zdatnost jako jedinci pocházejí z volné přírody. Pokud je mi známo, tak tito gekončíci nebyli záměrně selektováni, aby splňovali nějaké požadavky jako zbarvení těla či jeho velikost. Ovlivňovat by je proto mohlo do určité míry prostředí, ve kterém jsou chováni. Jelikož u laboratorní formy gekončků nebyly prokázány rozdíly v performanci, je možné se domnívat, že prostředí, ve kterém žijí, dostatečně odpovídá jejich potřebám.

Další možností je, že dvacet generací je krátká doba pro to, aby se ukázaly nějaké výraznější rozdíly v performanci. Například 2 skupiny myši druhu *Mus musculus* chované jednak v laboratorních podmínkách, a jednak v přirozeném prostředí nevykazovaly ani po deseti generacích chovu žádné behaviorální rozdíly (Connor 1975) a nelišily se ani v aktivitě (Smith a Connor 1978). U scinků rodu *Oligosoma* naopak došlo ke snížení rychlosti běhu zřejmě už po prvních třech generacích chovu v zajetí (Hare et al. 2012). Tato studie, ale byla prováděna na poměrně malém vzorku jedinců a není úplně jasné, proč k tomu došlo tak rychle.

7 Závěr

Prostřednictvím performančních testů síly stisku čelistí a vytrvalosti se nám podařilo prokázat, že hybridizace nemusí nutně vést ke snížení fitness hybridů a tato práce se tak řadí mezi studie poukazující na tvořivý potenciál hybridizace.

Mezidruhovní hybridy disponují vyšší silou stisku v porovnání s alespoň jedním rodičovským druhem. Vnitrodruhovní hybridy *E. macularius* v síle stisku oba rodiče dokonce předčí. Výhoda pramenící z vyšší síly stisku by mohla spočívat v rozšíření potravní nabídky, zkrácení času zpracování potravy či ve výhodě v intrasexuální a intersexuální selekci.

Oproti našemu původnímu předpokladu nejsou ani mezidruhovní, ani vnitrodruhovní hybridy zvýhodněny vůči rodičovskému druhu *E. macularius* ve vytrvalosti. Nicméně naměřené hodnoty vytrvalosti by mohli být zkreslené v důsledku nevhodně zvoleného testu či v důsledku vyšší míry napadení parazitem rodu *Cryptosporidia*, ke kterému jsou některé skupiny náchylnější. Případně by to mohlo být způsobeno i absencí selekce na tento znak. Na druhou stranu jsme u testovaných skupin nezaznamenali v porovnání s rodičovským druhem ani snížení vytrvalosti.

Další část práce se věnuje rozdílům v performanci mezi dvěma morfologicky odlišnými formami *E. macularius* (velkou a bílou). Zjistili jsme, že se formy od sebe liší v síle stisku čelistí, což podporuje hypotézu existence více alopatrických populací gekončíka nočního v přírodě. Tyto formy se pravděpodobně budou lišit v nárocích na prostředí a mohli by preferovat i jiný typ potravy, co do její velikosti a tvrdosti.

V rámci této práce se neprokázal efekt domestikace u laboratorní formy *E. macularius*. Tento výsledek může naznačovat, že prostředí, ve kterém je tato skupina gekončíka nočního chována, dostatečně odpovídá jeho potřebám. Možné je i to, že ani po dvaceti generacích chovu v zajetí nedochází ke změnám v performanci.

8 Literatura

- ABBOTT, Richard, et al. Hybridization and speciation. *Journal of evolutionary biology*, 2013, 26.2: 229-246.
- AGUIRRE, L. F., et al. The implications of food hardness for diet in bats. *Functional Ecology*, 2003, 17.2: 201-212.
- ALLENDORF, Fred W.; LEARY, Robb F. Heterozygosity and fitness in natural populations of animals. *Conservation biology: the science of scarcity and diversity*, 1986, 57: 58-72.
- ANDERSON, Roger A.; MCBRAYER, Lance D.; HERREL, Anthony. Bite force in vertebrates: opportunities and caveats for use of a nonpareil whole-animal performance measure. *Biological Journal of the Linnean Society*, 2008, 93.4: 709-720.
- ANDERSON, Roger A.; VITT, Laurie J. Sexual selection versus alternative causes of sexual dimorphism in teiid lizards. *Oecologia*, 1990, 84.2: 145-157.
- ANGILLETTA JR, Michael J.; HILL, Tracy; ROBSON, Michael A. Is physiological performance optimized by thermoregulatory behavior? A case study of the eastern fence lizard, *Sceloporus undulatus*. *Journal of Thermal Biology*, 2002, 27.3: 199-204.
- ARAKI, Hitoshi; COOPER, Becky; BLOUIN, Michael S. Genetic effects of captive breeding cause a rapid, cumulative fitness decline in the wild. *Science*, 2007, 318.5847: 100-103.
- ARNOLD, M. L.; BALLERINI, E. S.; BROTHERS, A. N. Hybrid fitness, adaptation and evolutionary diversification: lessons learned from Louisiana Irises. *Heredity*, 2012, 108.3: 159.
- ARNOLD, Michael L. *Natural hybridization and evolution*. Oxford University Press on Demand, 1997.
- ARNOLD, Michael L.; ARNOLD, Michael L. *Evolution through genetic exchange*. Oxford University Press, 2006.
- ARNOLD, Michael L.; HODGES, Scott A. Are natural hybrids fit or unfit relative to their parents? *Trends in ecology & evolution*, 1995, 10.2: 67-71.
- ARNOLD, Michael L.; MARTIN, Noland H. Hybrid fitness across time and habitats. *Trends in Ecology & Evolution*, 2010, 25.9: 530-536.
- ARNOLD, Stevan J. Morphology, performance and fitness. *American Zoologist*, 1983, 23.2: 347-361.
- BAECKENS, Simon, et al. Lizard calls convey honest information on body size and bite performance: a role in predator deterrence? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 2019, 73.6: 87.
- BARTON, Nicholas H. The role of hybridization in evolution. *Molecular ecology*, 2001, 10.3: 551-568.
- BARTON, Nicholas H.; HEWITT, Godfrey M. Analysis of hybrid zones. *Annual review of Ecology and Systematics*, 1985, 16.1: 113-148.
- BAUWENS, Dirk, et al. Evolution of sprint speed in lacertid lizards: morphological, physiological, and behavioral covariation. *Evolution*, 1995, 49.5: 848-863.
- BELL, Alison M.; HANKISON, Shala J.; LASKOWSKI, Kate L. The repeatability of behaviour: a meta-analysis. *Animal behaviour*, 2009, 77.4: 771-783.
- BENNETT, Albert F. The thermal dependence of lizard behaviour. *Animal Behaviour*, 1980, 28.3: 752-762.
- BONETTO, Andrea; ANDERSSON, Daniel C.; WANING, David L. Assessment of muscle mass and strength in mice. *BoneKey reports*, 2015, 4.

- BRANDT, Y. Lizard threat display handicaps endurance. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 2003, 270.1519: 1061-1068.
- BURKE, John M.; ARNOLD, Michael L. Genetics and the fitness of hybrids. *Annual review of genetics*, 2001, 35.1: 31-52.
- CAREAU, Vincent; GARLAND JR, Theodore. Performance, personality, and energetics: correlation, causation, and mechanism. *Physiological and Biochemical Zoology*, 2012, 85.6: 543-571.
- CARTER, Alecia J., et al. Evaluating animal personalities: do observer assessments and experimental tests measure the same thing? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 2012, 66.1: 153-160.
- CLEMENTE, Christofer J.; THOMPSON, G. G.; WITHERS, P. C. Evolutionary relationships of sprint speed in Australian varanid lizards. *Journal of Zoology*, 2009b, 278.4: 270-280.
- CLEMENTE, Christofer J.; WITHERS, Philip C.; THOMPSON, Graham G. Metabolic rate and endurance capacity in Australian varanid lizards (Squamata: Varanidae: *Varanus*). *Biological Journal of the Linnean Society*, 2009a, 97.3: 664-676.
- CLOBERT, J., et al. Trade-offs in phenotypic traits: endurance at birth, growth, survival, predation and susceptibility to parasitism in a lizard, *Lacerta vivipara*. *Functional Ecology*, 2000, 14.6: 675-684.
- CONNOR, James L. Genetic mechanisms controlling the domestication of a wild house mouse population (*Mus musculus L.*). *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 1975, 89.2: 118.
- COOMBER, Patricia; CREWS, David; GONZALEZ-LIMA, Francisco. Independent effects of incubation temperature and gonadal sex on the volume and metabolic capacity of brain nuclei in the leopard gecko (*Eublepharis macularius*), a lizard with temperature-dependent sex determination. *Journal of Comparative Neurology*, 1997, 380.3: 409-421.
- COOPER JR, W. E. Risk factors affecting escape behavior by the desert iguana, *Dipsosaurus dorsalis*: speed and directness of predator approach, degree of cover, direction of turning by a predator, and temperature. *Canadian Journal of Zoology*, 2003, 81.6: 979-984.
- CULLUM, Alistair J. Comparisons of physiological performance in sexual and asexual whiptail lizards (genus *Cnemidophorus*): implications for the role of heterozygosity. *The American Naturalist*, 1997, 150.1: 24-47.
- DE ALBUQUERQUE, Ralph Lacerda; BONINE, Kevin E.; GARLAND JR, Theodore. Speed and endurance do not trade off in phrynosomatid lizards. *Physiological and Biochemical Zoology*, 2015, 88.6: 634-647.
- DEROTHE, J. M., et al. Comparison between patterns of pinworm infection (*Aspiculuris tetraptera*) in wild and laboratory strains of mice, *Mus musculus*. *International journal for parasitology*, 1997, 27.6: 645-651.
- DIEGO-RASILLA, F. J. Influence of predation pressure on the escape behaviour of *Podarcis muralis* lizards. *Behavioural Processes*, 2003, 63.1: 1-7.
- DITTRICH-REED, Dylan R.; FITZPATRICK, Benjamin M. Transgressive hybrids as hopeful monsters. *Evolutionary biology*, 2013, 40.2: 310-315.
- DOHM, Michael R.; HAYES, Jack P.; GARLAND JR, Theodore. Quantitative genetics of sprint running speed and swimming endurance in laboratory house mice (*Mus domesticus*). *Evolution*, 1996, 50.4: 1688-1701.
- DOLLION, Alexis Y., et al. Does diet drive the evolution of head shape and bite force in chameleons of the genus *Bradypodion*? *Functional Ecology*, 2017, 31.3: 671-684.

- DONG, Caroline M., et al. Maternal reproductive output and F1 hybrid fitness may influence contact zone dynamics. *Journal of Evolutionary Biology*, 2021.
- DOWLING, Thomas E.; SECOR, Carol L. The role of hybridization and introgression in the diversification of animals. *Annual review of Ecology and Systematics*, 1997, 28.1: 593-619.
- DUGGAN, Brendan M., et al. Differences in hindlimb morphology of ducks and chickens: effects of domestication and selection. *Genetics Selection Evolution*, 2015, 47.1: 1-13.
- DUPONT, Francis; CRIVELLI, Alain J. Do parasites confer a disadvantage to hybrids? *Oecologia*, 1988, 75.4: 587-592.
- EDWARDS, Shelley, et al. Is dietary niche breadth linked to morphology and performance in Sandveld lizards *Nucras* (Sauria: *Lacertidae*)? *Biological Journal of the Linnean Society*, 2013, 110.3: 674-688.
- FLEGR, Jaroslav. Evoluční biologie [Evolutionary biology]. *Academia, Praha*, 2005, 19949-19954.
- FLORES, Deborah; TOUSIGNANT, Alan; CREWS, David. Incubation temperature affects the behavior of adult leopard geckos (*Eublepharis macularius*). *Physiology & Behavior*, 1994, 55.6: 1067-1072.
- FRYNTA, Daniel, et al. A comparative study of growth: different body weight trajectories in three species of the genus *Eublepharis* and their hybrids. *Scientific reports*, 2018, 8.1: 1-11.
- GARLAND JR, T.; HANKINS, E.; HUEY, R. B. Locomotor capacity and social dominance in male lizards. *Functional Ecology*, 1990, 243-250.
- GARLAND JR, Theodore. Laboratory endurance capacity predicts variation in field locomotor behaviour among lizard species. *Animal Behaviour*, 1999, 58.1: 77-83.
- GARLAND JR, THEODORE. Physiological correlates of locomotory performance in a lizard: an allometric approach. *American Journal of Physiology-Regulatory, Integrative and Comparative Physiology*, 1984, 247.5: R806-R815.
- GARLAND JR, THEODORE; ELSE, PAUL L. Seasonal, sexual, and individual variation in endurance and activity metabolism in lizards. *American Journal of Physiology-Regulatory, Integrative and Comparative Physiology*, 1987, 252.3: R439-R449.
- GARLAND JR, Theodore; LOSOS, Jonathan B. Ecological morphology of locomotor performance in squamate reptiles. *Ecological morphology: integrative organismal biology*, 1994, 240-302.
- GOODMAN, Brett A. Divergent morphologies, performance, and escape behaviour in two tropical rock-using lizards (Reptilia: Scincidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 2007, 91.1: 85-98.
- GOODMAN, Brett A.; ISAAC, Joanne L. Convergent body flattening in a clade of tropical rock-using lizards (Scincidae: *Lygosominae*). *Biological Journal of the Linnean Society*, 2008, 94.2: 399-411.
- GOODMAN, Brett A.; MILES, Donald B.; SCHWARZKOPF, Lin. Life on the rocks: habitat use drives morphological and performance evolution in lizards. *Ecology*, 2008, 89.12: 3462-3471.
- GOULET, Benjamin E.; RODA, Federico; HOPKINS, Robin. Hybridization in plants: old ideas, new techniques. *Plant Physiology*, 2017, 173.1: 65-78.
- GOWAN, Timothy A.; MCBRAYER, Lance D.; ROSTAL, David C. Seasonal variation in testosterone and performance in males of a non-territorial lizard species. *Physiology & behavior*, 2010, 100.4: 357-363.

- GRANT, B. Rosemary; GRANT, Peter R. High survival of Darwin's finch hybrids: effects of beak morphology and diets. *Ecology*, 1996, 77.2: 500-509.
- GRISMER, L. Lee. Cladistic relationships of the lizard *Eublepharis turcmenicus* (Squamata: Eublepharidae). *Journal of herpetology*, 1991, 25.2: 251-253.
- GVOŽDÍK, Lumír; VAN DAMME, Raoul. Evolutionary maintenance of sexual dimorphism in head size in the lizard *Zootoca vivipara*: a test of two hypotheses. *Journal of Zoology*, 2003, 259.1: 7-13.
- HAENEL, Gregory J.; SMITH, Linda C.; JOHN-ALDER, Henry B. Home-range analysis in *Sceloporus undulatus* (eastern fence lizard). I. Spacing patterns and the context of territorial behavior. *Copeia*, 2003a, 2003.1: 99-112.
- HAENEL, Gregory J.; SMITH, Linda C.; JOHN-ALDER, Henry B. Home-range analysis in *Sceloporus undulatus*. II. A test of spatial relationships and reproductive success. *Copeia*, 2003, 2003b.1: 113-123.
- HAN, Demin; ZHOU, Kaiya; BAUER, Aaron M. Phylogenetic relationships among gekkotan lizards inferred from C-mos nuclear DNA sequences and a new classification of the Gekkota. *Biological Journal of the Linnean Society*, 2004, 83.3: 353-368.
- HANDELSMAN, Corey; CLAIREAUX, Guy; NELSON, Jay A. Swimming ability and ecological performance of cultured and wild European sea bass (*Dicentrarchus labrax*) in coastal tidal ponds. *Physiological and Biochemical Zoology*, 2010, 83.3: 435-445.
- HANOTTE, O., et al. Biodiversity and domestication of non-conventional species: a worldwide perspective. In: *7th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production*. 2002. p. 19-23.
- HARE, K. M., et al. Survival of captive-bred skinks following reintroduction to the wild is not explained by variation in speed or body condition index. *New Zealand Journal of Zoology*, 2012, 39.4: 319-328.
- HARRISON, Richard G., et al. Hybrid zones: windows on evolutionary process. *Oxford surveys in evolutionary biology*, 1990, 7: 69-128.
- HÁŠOVÁ, Tereza. Aspekty prostorové orientace u gekončíka nočního *Eublepharis macularius*. 2016.
- HENNINGSSEN, Justin P.; IRSCHICK, Duncan J. An experimental test of the effect of signal size and performance capacity on dominance in the green anole lizard. *Functional Ecology*, 2012, 26.1: 3-10.
- HERREL, A., et al. Bite performance and morphology in a population of Darwin's finches: implications for the evolution of beak shape. *Functional Ecology*, 2005, 19.1: 43-48.
- HERREL, A., et al. Sexual dimorphism of head size in *Gallotia galloti*: testing the niche divergence hypothesis by functional analyses. *Functional Ecology*, 1999, 13.3: 289-297.
- HERREL, A., et al. The implications of bite performance for diet in two species of lacertid lizards. *Canadian Journal of Zoology*, 2001 a, 79.4: 662-670.
- HERREL, Anthony, et al. Aggressive behavior and performance in the tegu lizard *Tupinambis merianae*. *Physiological and Biochemical Zoology*, 2009, 82.6: 680-685.
- HERREL, Anthony, et al. Ecological consequences of ontogenetic changes in head shape and bite performance in the Jamaican lizard *Anolis lineatopus*. *Biological Journal of the Linnean Society*, 2006, 89.3: 443-454.
- HERREL, Anthony, et al. Sexual dimorphism, body size, bite force and male mating success in tuatara. *Biological Journal of the Linnean Society*, 2010, 100.2: 287-292.

- HERREL, Anthony; DE GRAUW, E. D.; LEMOS-ESPINAL, Julio A. Head shape and bite performance in xenosaurid lizards. *Journal of Experimental Zoology*, 2001 b, 290.2: 101-107.
- HERREL, Anthony; MCBRAYER, Lance D.; LARSON, Peter M. Functional basis for sexual differences in bite force in the lizard *Anolis carolinensis*. *Biological Journal of the Linnean Society*, 2007, 91.1: 111-119.
- HERREL, Anthony; O'REILLY, James C. Ontogenetic scaling of bite force in lizards and turtles. *Physiological and Biochemical Zoology*, 2006, 79.1: 31-42.
- HERREL, Anthony; VAN DAMME, Raoul; DE VREE, Frits. Sexual dimorphism of head size in *Podarcis hispanica atrata*: testing the dietary divergence hypothesis by bite force analysis. *Netherlands Journal of Zoology*, 1996, 46.3.4: 253-262.
- HUEY, Raymond B., et al. Locomotor capacity and foraging behaviour of Kalahari lacertid lizards. *Animal Behaviour*, 1984, 32.1: 41-50.
- HUEY, Raymond B.; PIANKA, Eric R. Ecological consequences of foraging mode. *Ecology*, 1981, 62.4: 991-999.
- HUSAK, Jerry F., et al. Bite-force performance predicts dominance in male venerable collared lizards (*Crotaphytus antiquus*). *Copeia*, 2006 a, 2006.2: 301-306.
- HUSAK, Jerry F., et al. Faster lizards sire more offspring: sexual selection on whole-animal performance. *Evolution*, 2006 b, 60.10: 2122-2130
- HUSAK, Jerry F.; LAPPIN, A. Kristopher; VAN DEN BUSSCHE, Ronald A. The fitness advantage of a high-performance weapon. *Biological Journal of the Linnean Society*, 2009, 96.4: 840-845.
- HUYGHE, K., et al. Morphology, performance and fighting capacity in male lizards, *Gallotia galloti*. *Functional Ecology*, 2005, 800-807.
- IRSCHICK, Duncan J., et al. How does selection operate on whole-organism functional performance capacities? A review and synthesis. *Evolutionary Ecology Research*, 2008, 10.2: 177-196.
- IRSCHICK, Duncan J.; LOSOS, Jonathan B. A comparative analysis of the ecological significance of maximal locomotor performance in Caribbean Anolis lizards. *Evolution*, 1998, 52.1: 219-226.
- IRSCHICK, Duncan J.; LOSOS, Jonathan B. Do lizards avoid habitats in which performance is submaximal? The relationship between sprinting capabilities and structural habitat use in Caribbean anoles. *The American Naturalist*, 1999, 154.3: 293-305.
- JANČUCHOVÁ-LÁSKOVÁ, Jitka. Ekologie chování gekončika nočního (*Eublepharis macularius*). 2017.
- JANČUCHOVÁ-LÁSKOVÁ, Jitka; LANDOVÁ, Eva; FRYNTA, Daniel. Are genetically distinct lizard species able to hybridize? A review. *Current Zoology*, 2015 a, 61.1: 155-180.
- JANČUCHOVÁ-LÁSKOVÁ, Jitka; LANDOVÁ, Eva; FRYNTA, Daniel. Experimental crossing of two distinct species of leopard geckos, *Eublepharis angramainyu* and *E. macularius*: viability, fertility and phenotypic variation of the hybrids. *PloS one*, 2015 b, 10.12: e0143630.
- JENSEN, Per. Behavior genetics and the domestication of animals. *Annu. Rev. Anim. Biosci.*, 2014, 2.1: 85-104.
- JOHNSON, James B., et al. Sexual ornaments, body morphology, and swimming performance in naturally hybridizing swordtails (Teleostei: *Xiphophorus*). *PloS one*, 2014, 9.10: e109025.

- JOHNSON, Jarrett R.; JOHNSON, Benjamin B.; BRADLEY SHAFFER, H. Genotype and temperature affect locomotor performance in a tiger salamander hybrid swarm. *Functional Ecology*, 2010, 24.5: 1073-1080.
- KARL, S. A.; BOWEN, B. W.; AVISE, J. C. Hybridization among the ancient mariners: characterization of marine turtle hybrids with molecular genetic assays. *Journal of Heredity*, 1995, 86.4: 262-268.
- KEARNEY, M.; SHINE, R. Lower fecundity in parthenogenetic geckos than sexual relatives in the Australian arid zone. *Journal of evolutionary biology*, 2005, 18.3: 609-618.
- KEARNEY, Michael; SHINE, Richard. Developmental success, stability, and plasticity in closely related parthenogenetic and sexual lizards (*Heteronotia*, Gekkonidae). *Evolution*, 2004, 58.7: 1560-1572.
- KEARNEY, Michael; WAHL, Rebecca; AUTUMN, Kellar. Increased capacity for sustained locomotion at low temperature in parthenogenetic geckos of hybrid origin. *Physiological and Biochemical Zoology*, 2005, 78.3: 316-324.
- KLUKOWSKI, Matthew; NELSON, Craig E.; JENKINSON, Nicole M. Effects of testosterone on locomotor performance and growth in field-active northern fence lizards, *Sceloporus undulatus hyacinthinus*. *Physiological Zoology*, 1998, 71.5: 506-514.
- KRATOCHVÍL, Lukáš; FRYNTA, Daniel. Body size, male combat and the evolution of sexual dimorphism in eublepharid geckos (Squamata: Eublepharidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 2002, 76.2: 303-314.
- KRATOCHVÍL, Lukáš; FRYNTA, Daniel. Body-size effect on egg size in eublepharid geckos (Squamata: Eublepharidae), lizards with invariant clutch size: negative allometry for egg size in ectotherms is not universal. *Biological Journal of the Linnean Society*, 2006, 88.4: 527-532.
- LAILVAUX, Simon P., et al. Performance capacity, fighting tactics and the evolution of life-stage male morphs in the green anole lizard (*Anolis carolinensis*). *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 2004, 271.1556: 2501-2508.
- LAILVAUX, Simon P.; IRSCHICK, Duncan J. A functional perspective on sexual selection: insights and future prospects. *Animal Behaviour*, 2006, 72.2: 263-273.
- LAILVAUX, Simon P.; IRSCHICK, Duncan J. The evolution of performance-based male fighting ability in Caribbean Anolis lizards. *The American Naturalist*, 2007, 170.4: 573-586.
- LANDOVÁ, Eva, et al. Ontogenetic switch between alternative antipredatory strategies in the leopard gecko (*Eublepharis macularius*): defensive threat versus escape. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 2013, 67.7: 1113-1122.
- LAPPIN, A. Kristopher; HAMILTON, Paul S.; SULLIVAN, Brian K. Bite-force performance and head shape in a sexually dimorphic crevice-dwelling lizard, the common chuckwalla [*Sauromalus ater* (= *obesus*)]. *Biological Journal of the Linnean Society*, 2006, 88.2: 215-222.
- LAPPIN, A. Kristopher; HUSAK, Jerry F. Weapon performance, not size, determines mating success and potential reproductive output in the collared lizard (*Crotaphytus collaris*). *The American Naturalist*, 2005, 166.3: 426-436.
- LÁSKOVÁ, Jitka. Hybridizace a její vliv na fitness hybridů u gekončků rodu *Eublepharis*. 2008.
- LE GALLIARD, Jean-François; FERRIÈRE, Regis. Evolution of maximal endurance capacity: natural and sexual selection across age classes in a lizard. *Evolutionary Ecology Research*, 2008, 10.2: 157-176.

- LÓPEZ, Pilar, et al. Sources of individual shy–bold variations in antipredator behaviour of male Iberian rock lizards. *Animal Behaviour*, 2005, 69.1: 1-9.
- LYNN, Sabrina E.; BORKOVIC, Benjamin P.; RUSSELL, Anthony P. Relative apportioning of resources to the body and regenerating tail in juvenile leopard geckos (*Eublepharis macularius*) maintained on different dietary rations. *Physiological and Biochemical Zoology*, 2013, 86.6: 659-668.
- MAIN, Adam R.; BULL, C. Michael. The impact of tick parasites on the behaviour of the lizard *Tiliqua rugosa*. *Oecologia*, 2000, 122.4: 574-581.
- MALLET, James. Hybridization as an invasion of the genome. *Trends in ecology & evolution*, 2005, 20.5: 229-237.
- MÁRQUEZ, Rafael; CEJUDO, Daniel. Defensive behavior as an escape strategy in four species of *Gallotia* (Sauria, Lacertidae) from the Canary Islands (Spain). *Copeia*, 2000, 2000.2: 601-605.
- MASON, J. Russell; CLARK, Larry. Sarcosporidiosis observed more frequently in hybrids of mallards and American black ducks. *The Wilson Bulletin*, 1990, 102.1: 160-162.
- MASON, Robert T.; GUTZKE, William HN. Sex recognition in the leopard gecko, *Eublepharis macularius* (Sauria: Gekkonidae) Possible mediation by skin-derived semiochemicals. *Journal of Chemical Ecology*, 1990, 16.1: 27-36.
- MEASEY, G. J., et al. Diet, morphology and performance in two chameleon morphs: do harder bites equate with harder prey? *Journal of Zoology*, 2011, 285.4: 247-255.
- MEE, Jonathan A.; BRAUNER, Colin J.; TAYLOR, Eric B. Repeat swimming performance and its implications for inferring the relative fitness of asexual hybrid dace (Pisces: *Phoxinus*) and their sexually reproducing parental species. *Physiological and Biochemical Zoology*, 2011, 84.3: 306-315.
- MILES, Donald B.; SNELL, Howard L.; SNELL, Heidi M. Intrapopulation variation in endurance of Galapagos lava lizards (*Microlophus albemarlensis*): evidence for an interaction between natural and sexual selection. *Evolutionary Ecology Research*, 2001, 3.7: 795-804.
- MIRZA, Zeeshan A., et al. A new species of lizard of the genus *Eublepharis* (Squamata: Eublepharidae) from India. *Phyllomedusa: Journal of Herpetology*, 2014, 13.2: 75-90.
- MORADI, N.; SHAFIEI, S. New record of the Western leopard gecko, *Eublepharis angramainyu* Anderson & Leviton, 1966 (Sauria: Eublepharidae) from southeastern Iran. 2011.
- MOULIA, C., et al. Wormy mice in a hybrid zone: a genetic control of susceptibility to parasite infection. *Journal of Evolutionary Biology*, 1991, 4.4: 679-687.
- NAKAGAWA, Shinichi; SCHIELZETH, Holger. Repeatability for Gaussian and non-Gaussian data: a practical guide for biologists. *Biological Reviews*, 2010, 85.4: 935-956.
- NICHOLS, Paul, et al. Secondary contact seeds phenotypic novelty in cichlid fishes. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2015, 282.1798: 20142272.
- ORTON, Richard W.; KINSEY, Chase T.; MCBRAYER, Lance D. Mite load predicts the quality of sexual color and locomotor performance in a sexually dichromatic lizard. *Ecology and evolution*, 2020, 10.7: 3152-3163.
- PARKER, William S.; PIANKA, Eric R. Further ecological observations on the western banded gecko, *Coleonyx variegatus*. *Copeia*, 1974, 1974.2: 528-531.
- PAXTON, Heather, et al. The gait dynamics of the modern broiler chicken: a cautionary tale of selective breeding. *Journal of Experimental Biology*, 2013, 216.17: 3237-3248.

- PERRY, Gad, et al. Locomotor performance and social dominance in male *Anolis cristatellus*. *Animal Behaviour*, 2004, 67.1: 37-47.
- PINHEIRO, J. et al. Linear and Nonlinear Mixed Effects Models. CRAN, 2021-02-04 07:02:30 UTC.
- POKORNÁ, Martina; KRATOCHVÍL, Lukáš. Phylogeny of sex-determining mechanisms in squamate reptiles: are sex chromosomes an evolutionary trap? *Zoological Journal of the Linnean Society*, 2009, 156.1: 168-183.
- PRAGER, Ellen M.; WILSON, Allan C. Slow evolutionary loss of the potential for interspecific hybridization in birds: a manifestation of slow regulatory evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 1975, 72.1: 200-204.
- PRICE, Edward O. *Animal domestication and behavior*. Cabi, 2002.
- PRICE, Edward O. Behavioral development in animals undergoing domestication. *Applied Animal Behaviour Science*, 1999, 65.3: 245-271.
- PYRON, R. Alexander; BURBRINK, Frank T.; WIENS, John J. A phylogeny and revised classification of Squamata, including 4161 species of lizards and snakes. *BMC evolutionary biology*, 2013, 13.1: 1-54
- R Core Team R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, 2018.
- RASBAND, W.S., ImageJ, U. S. National Institutes of Health, Bethesda, Maryland, USA, <https://imagej.nih.gov/ij/>, 1997-2018.
- RÉALE, Denis, et al. Integrating animal temperament within ecology and evolution. *Biological reviews*, 2007, 82.2: 291-318.
- REINBOLD, Drew; THORGAARD, Gary H.; CARTER, Patrick A. Reduced swimming performance and increased growth in domesticated rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 2009, 66.7: 1025-1032.
- RIESEBERG, Loren H., et al. Major ecological transitions in wild sunflowers facilitated by hybridization. *Science*, 2003, 301.5637: 1211-1216.
- RIESEBERG, Loren H.; BAIRD, Stuart JE; GARDNER, Keith A. Hybridization, introgression, and linkage evolution. In: *Plant Molecular Evolution*. Springer, Dordrecht, 2000. p. 205-224.
- ROBAR, Nicholas; MURRAY, Dennis L.; BURNES, Gary. Effects of parasites on host energy expenditure: the resting metabolic rate stalemate. *Canadian Journal of Zoology*, 2011, 89.11: 1146-1155.
- ROBBINS, Travis R., et al. Transgressive aggression in *Sceloporus* hybrids confers fitness through advantages in male agonistic encounters. *Journal of animal ecology*, 2010, 137-147.
- ROBSON, M. A.; MILES, D. B. Locomotor performance and dominance in male tree lizards, *Urosaurus ornatus*. *Functional Ecology*, 2000, 14.3: 338-344.
- ROSENFELD, J. A.; KODRIC-BROWN, A. Sexual selection promotes hybridization between Pecos pupfish, *Cyprinodon pecosensis* and sheepshead minnow, *C. variegatus*. *Journal of Evolutionary Biology*, 2003, 16.4: 595-606.
- ROSENFELD, Jonathan A., et al. The role of hybrid vigor in the replacement of Pecos pupfish by its hybrids with sheepshead minnow. *Conservation Biology*, 2004, 18.6: 1589-1598.
- SAGONAS, Kostas, et al. Insularity affects head morphology, bite force and diet in a Mediterranean lizard. *Biological Journal of the Linnean Society*, 2014, 112.3: 469-484.
- SEEHAUSEN, Ole. Hybridization and adaptive radiation. *Trends in ecology & evolution*, 2004, 19.4: 198-207.

- SEILER, Steven M.; KEELEY, Ernest R. Morphological and swimming stamina differences between Yellowstone cutthroat trout (*Oncorhynchus clarkii bouvieri*), rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*), and their hybrids. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 2007, 64.1: 127-135.
- SEUFER, Hermann; KAVERKIN, Yuri; KIRSCHNER, Andreas (ed.). *The eyelash geckos: care, breeding and natural history*. Kirschner & Seufer Verlag, 2005.
- SCHMIDT-NIELSEN, Knut; KNUT, Schmidt-Nielsen. *Scaling: why is animal size so important?* Cambridge university press, 1984.
- SINERVO, Barry, et al. Testosterone, endurance, and Darwinian fitness: natural and sexual selection on the physiological bases of alternative male behaviors in side-blotched lizards. *Hormones and Behavior*, 2000, 38.4: 222-233.
- SMITH, Roy H.; CONNOR, James L. Behavioral effects of laboratory rearing in wild *Mus musculus*. *Behavioral Biology*, 1978, 24.3: 387-392.
- STAMPS, J. A. The relationship between resource competition, risk, and aggression in a tropical territorial lizard. *Ecology*, 1977, 58.2: 349-358.
- STAMPS, J. A.; KRISHNAN, V. V. Territory acquisition in lizards. IV. Obtaining high status and exclusive home ranges. *Animal Behaviour*, 1998, 55.2: 461-472.
- STAROSTOVÁ, Zuzana. Fylogeneze a evoluční velikost těla, buněk a genomů u ještěřů čeledi Eublepharidae. Diplomová práce. Katedra zoologie PřFUK Praha, 2004.
- STATSOFT, Inc, STATISTICA for Windows [Computer programmanual]. StatSoft, Tulsa, <http://www.statsoft.com>, 2011.
- STEELE, Laura J.; COOPER JR, William E. Investigations of pheromonal discrimination between conspecific individuals by male and female leopard geckos (*Eublepharis macularius*). *Herpetologica*, 1997, 475-484.
- STELKENS, Rike; SEEHAUSEN, Ole. Genetic distance between species predicts novel trait expression in their hybrids. *Evolution: International Journal of Organic Evolution*, 2009, 63.4: 884-897.
- STOFFEL, Martin; NAKAGAWA, Shinichi; SCHIELZETH, Holger. Repeatability Estimation for Gaussian and Non-Gaussian Data. CRAN, 2019-03-06 22:10:03 UTC.
- STOVER, Kristin K.; BRAINERD, Elizabeth L.; ROBERTS, Thomas J. Waddle and shuffle: gait alterations associated with domestication in turkeys. *Journal of Experimental Biology*, 2018, 221.15.
- TARKHNISHVILI, David, et al. Unisexual rock lizard might be outcompeting its bisexual progenitors in the Caucasus. *Biological Journal of the Linnean Society*, 2010, 101.2: 447-460.
- TOUSIGNANT, Alan; CREWS, David. Incubation temperature and gonadal sex affect growth and physiology in the leopard gecko (*Eublepharis macularius*), a lizard with temperature-dependent sex determination. *Journal of Morphology*, 1995, 224.2: 159-170.
- VAN DAELE, P. A. A. G.; HERREL, Anthony; ADRIAENS, Dominique. Biting performance in teeth-digging African mole-rats (*Fukomys*, Bathyergidae, Rodentia). *Physiological and Biochemical Zoology*, 2009, 82.1: 40-50
- VAN DAMME, Raoul; VERWAIJEN, Dave. Foraging mode and locomotor capacities in Lacertidae. *Amphibia-Reptilia*, 2008, 29.2: 197-206.

- VANHOOYDONCK, B.; VAN DAMME, R. Relationships between locomotor performance, microhabitat use and antipredator behaviour in lacertid lizards. *Functional Ecology*, 2003, 160-169.
- VANHOOYDONCK, BIEKE, et al. Interactions between habitat use, behavior, and the trophic niche of lacertid lizards. *Lizard ecology: the evolutionary consequences of foraging mode*, 2007, 427-449.
- VANHOOYDONCK, Bieke; VAN DAMME, Raoul; AERTS, Peter. Speed and stamina trade-off in lacertid lizards. *Evolution*, 2001, 55.5: 1040-1048.
- VERWAIJEN, D.; VAN DAMME, R.; HERREL, A. Relationships between head size, bite force, prey handling efficiency and diet in two sympatric lacertid lizards. *Functional Ecology*, 2002, 16.6: 842-850.
- VIETS, Brian E., et al. Temperature-dependent sex determination in the leopard gecko, *Eublepharis macularius*. *Journal of Experimental Zoology*, 1993, 265.6: 679-683.
- WILSON, David Sloan, et al. Shyness and boldness in humans and other animals. *Trends in Ecology & Evolution*, 1994, 9.11: 442-446.
- WITTORSKI, Antoine; LOSOS, Jonathan B.; HERREL, Anthony. Proximate determinants of bite force in Anolis lizards. *Journal of anatomy*, 2016, 228.1: 85-95.

9 Přílohy

9.1 Příloha A: Závislost maximální síly stisku čelistí na formě (V, B, V x B)

Konstrukce modelu:

- $m5 \leftarrow \text{lme}(\ln\text{MaxBitePerSession} \sim \text{forma} + \ln\text{SVL}, \text{random} = \sim 1 | \text{ID})$.

Tabulka 18 Výsledky testu ANOVA (vysvětlovaná proměnná maximální síla stisku, logaritmovaná) pro formy: B (Bílá), V (Velká), V x B (F1 hybrid) v závislosti na délce těla (SVL, logaritmovaná) s šetřením na náhodný efekt identity jedince (ID).

	numDF	denDF	F-value	p-value
(Intercept)	1	341	3513.172	<.0001
forma	2	167	9.558	0.0001
lnSVL	1	341	40.397	<.0001

Tabulka 19 Koeficienty GLM modelu (vysvětlovaná proměnná maximální síla stisku, logaritmovaná) pro formy: B (Bílá), V (Velká), V x B (F1 hybrid) v závislosti na délce těla (SVL, logaritmovaná). Porovnáváno vůči síle stisku velké formy.

	Hodnota	SE	DF	t-value	p-value
(Intercept)	-2.9429399	0.5958101	341	-4.939393	0.0000
formaB	-0.2894909	0.0596402	167	-4.853956	0.0000
formaVB	0.1001589	0.0549878	167	1.821475	0.0703
lnSVL	1.5149274	0.2383503	341	6.355887	0.0000

Konstrukce modelu:

- $m9 \leftarrow \text{lme}(\ln\text{MaxBitePerSession} \sim \text{forma} + \ln\text{HL}, \text{random} = \sim 1 | \text{ID})$

Tabulka 20 Výsledky testu ANOVA (vysvětlovaná proměnná maximální síla stisku, logaritmovaná) pro formy: B (Bílá), V (Velká), V x B (F1 hybrid) v závislosti na délce hlavy (HL, logaritmovaná) s šetřením na náhodný efekt identity jedince (ID).

	numDF	denDF	F-value	p-value
(Intercept)	1	341	3357.997	<.0001
forma	2	167	9.139	0.0002
lnHL	1	341	30.405	<.0001

Tabulka 21 Koeficienty GLM modelu (vysvětlovaná proměnná maximální síla stisku, logaritmovaná) pro formy: B (Bílá), V (Velká), V x B (F1 hybrid) v závislosti na délce hlavy (HL, logaritmovaná). Porovnáváno vůči síle stisku velké formy.

	Hodnota	SE	DF	t-value	p-value
(Intercept)	-0.3104520	0.20972110	341	-1.480309	0.1397
formaB	-0.1797416	0.05724646	167	-3.139786	0.0020
formaVB	0.1032807	0.05641212	167	1.830824	0.0689
lnHL	0.8164856	0.14807248	341	5.514094	0.0000

Konstrukce modelu:

- `m13<-lme(lnMaxBitePerSession~forma+lnHW, random=~1|ID)`

Tabulka 22 Výsledky testu ANOVA (vysvětlovaná proměnná maximální síla stisku, logaritmovaná) pro formy: B (Bílá), V (Velká), V x B (F1 hybrid) v závislosti na šířce hlavy (HW, logaritmovaná) s šetřením na náhodný efekt identity jedince (ID).

	numDF	denDF	F-value	p-value
(Intercept)	1	341	3164.744	<.0001
forma	2	167	8.618	0.0003
lnHW	1	341	18.945	<.0001

Tabulka 23 Koeficienty GLM modelu (vysvětlovaná proměnná maximální síla stisku, logaritmovaná) pro formy: B (Bílá), V (Velká), V x B (F1 hybrid) v závislosti na šířce hlavy (HW, logaritmovaná). Porovnáváno vůči síle stisku velké formy.

	Hodnota	SE	DF	t-value	p-value
(Intercept)	0.1057980	0.17008062	341	0.622046	0.5343
formaB	-0.1945608	0.05947018	167	-3.271569	0.0013
formaVB	0.1379130	0.05723979	167	2.409391	0.0171
lnHW	0.7511927	0.17258724	341	4.352539	0.0000

9.2 Příloha B: Závislost maximální síly stisku čelistí na formě (V, EA, M x A, M x (M x A))

Konstrukce modelu:

- $m2 \leftarrow \text{lme}(\ln\text{MaxBitePerSession} \sim \text{forma} + \ln\text{SVL}, \text{random} = \sim 1 | \text{ID})$

Tabulka 24 Výsledky testu ANOVA (vysvětlovaná proměnná maximální síla stisku, logaritmovaná) pro formy: V (Velká), EA (*E. angramayniu*), MxA (F1 hybrid), Mx(MxA) (BC hybrid) v závislosti na délce těla (SVL, logaritmovaná) s šetřením na náhodný efekt identity jedince (ID).

	numDF	denDF	F-value	p-value
(Intercept)	1	378	4589.064	<.0001
forma	3	184	21.730	<.0001
lnSVL	1	378	39.961	<.0001

Tabulka 25 Koefficienty GLM modelu (vysvětlovaná proměnná maximální síla stisku, logaritmovaná) pro formy: V (Velká), EA (*E. angramayniu*), MxA (F1 hybrid), Mx(MxA) (BC hybrid) v závislosti na délce těla (SVL, logaritmovaná). Porovnáváno vůči síle stisku velké formy.

	Hodnota	SE	DF	t-value	p-value
(Intercept)	-2.5733714	0.5406013	378	-4.760202	0.0000
formaEA	0.2107581	0.1406263	184	1.498711	0.1357
formaMA	0.0066050	0.0617140	184	0.107026	0.9149
formaMMA	0.0735497	0.0440298	184	1.670454	0.0965
lnSVL	1.3670339	0.2162528	378	6.321463	0.0000

Konstrukce modelu:

- $m7 \leftarrow \text{lme}(\ln\text{MaxBitePerSession} \sim \text{forma} + \ln\text{HL}, \text{random} = \sim 1 | \text{ID})$

Tabulka 26 Výsledky testu ANOVA (vysvětlovaná proměnná maximální síla stisku, logaritmovaná) pro formy: V (Velká), EA (*E. angramayniu*), MxA (F1 hybrid), Mx(MxA) (BC hybrid) v závislosti na délce hlavy (HL, logaritmovaná) s šetřením na náhodný efekt identity jedince (ID).

	numDF	denDF	F-value	p-value
(Intercept)	1	378	4586.043	<.0001
forma	3	184	21.716	<.0001
lnHL	1	378	38.325	<.0001

Tabulka 27 Koeficienty GLM modelu (vysvětlovaná proměnná maximální síla stisku, logaritmovaná) pro formy: V (Velká), EA (*E. angramayniu*), MxA (F1 hybrid), Mx(MxA) (BC hybrid) v závislosti na délce hlavy (HL, logaritmovaná). Porovnáváno vůči síle stisku velké formy.

	Hodnota	SE	DF	t-value	p-value
(Intercept)	-0.4799489	0.21417968	378	-2.240870	0.0256
formaEA	0.3408352	0.13408584	184	2.541918	0.0118
formaMA	0.0600398	0.05675844	184	1.057813	0.2915
formaMMA	0.0809795	0.04372775	184	1.851901	0.0656
lnHL	0.9364957	0.15127383	378	6.190732	0.0000

Konstrukce modelu:

- `m11<-lme(lnMaxBitePerSession~forma+lnHW, random=~1|ID)`

Tabulka 28 Výsledky testu ANOVA (vysvětlovaná proměnná maximální síla stisku, logaritmovaná) pro formy: V (Velká), EA (*E. angramayniu*), MxA (F1 hybrid), Mx(MxA) (BC hybrid) v závislosti na šířce hlavy (HW, logaritmovaná) s šetřením na náhodný efekt identity jedince (ID).

	numDF	denDF	F-value	p-value
(Intercept)	1	378	4101.366	<.0001
forma	3	184	19.421	<.0001
lnHW	1	378	15.910	0.0001

Tabulka 29 Koeficienty GLM modelu (vysvětlovaná proměnná maximální síla stisku, logaritmovaná) pro formy: V (Velká), EA (*E. angramayniu*), MxA (F1 hybrid), Mx(MxA) (BC hybrid) v závislosti na šířce hlavy (HW, logaritmovaná). Porovnáváno vůči síle stisku velké formy.

	Hodnota	SE	DF	t-value	p-value
(Intercept)	0.2232057	0.15612691	378	1.429643	0.1536
formaEA	0.3797264	0.14407872	184	2.635548	0.0091
formaMA	0.1567787	0.05589320	184	2.804969	0.0056
formaMMA	0.1741035	0.04310669	184	4.038898	0.0001
lnHW	0.6315058	0.15832432	378	3.988685	0.0001

9.3 Příloha C: Závislost maximální síly stisku čelistí na formě (V, LAB)

Konstrukce modelu:

- $m2 \leftarrow \text{lme}(\ln\text{MaxBitePerSession} \sim \text{forma} + \ln\text{SVL}, \text{random} = \sim 1 | \text{ID})$

Tabulka 30 Výsledky testu ANOVA (vysvětlovaná proměnná maximální síla stisku, logaritmovaná) pro formy: V (Velká), LAB (laboratorní) v závislosti na délce těla (SVL, logaritmovaná) s šetřením na náhodný efekt identity jedince (ID).

	numDF	denDF	F-value	p-value
(Intercept)	1	392	4274.450	<.0001
forma	1	193	0.072	0.7893
lnSVL	1	392	40.809	<.0001

Tabulka 31 Koefficienty GLM modelu (vysvětlovaná proměnná maximální síla stisku, logaritmovaná) pro formy: V (Velká), LAB (laboratorní) v závislosti na délce těla (SVL, logaritmovaná). Porovnáváno vůči síle stisku velké formy.

	Hodnota	SE	DF	t-value	p-value
(Intercept)	-2.4357578	0.5134228	392	-4.744156	0.0000
formaLAB	-0.0034048	0.0294605	193	-0.115572	0.9081
lnSVL	1.3119635	0.2053739	392	6.388172	0.0000

Konstrukce modelu:

- $m6 \leftarrow \text{lme}(\ln\text{MaxBitePerSession} \sim \text{forma} + \ln\text{HL}, \text{random} = \sim 1 | \text{ID})$

Tabulka 32 Výsledky testu ANOVA (vysvětlovaná proměnná maximální síla stisku, logaritmovaná) pro formy: V (Velká), LAB (laboratorní) v závislosti na délce hlavy (HL, logaritmovaná) s šetřením na náhodný efekt identity jedince (ID).

	numDF	denDF	F-value	p-value
(Intercept)	1	392	4306.530	<.0001
forma	1	193	0.072	0.7885
lnHL	1	392	41.607	<.0001

Tabulka 33 Koeficienty GLM modelu (vysvětlovaná proměnná maximální síla stisku, logaritmovaná) pro formy: V (Velká), LAB (laboratorní) v závislosti na délce hlavy (HL, logaritmovaná). Porovnáváno vůči síle stisku velké formy.

	Hodnota	SE	DF	t-value	p-value
(Intercept)	-0.3437039	0.18452710	392	-1.862620	0.0633
formaLAB	0.0152003	0.02955968	193	0.514225	0.6077
lnHL	0.8400248	0.13022998	392	6.450318	0.0000

Konstrukce modelu:

- $m10 \sim \text{lme}(\ln\text{MaxBitePerSession} \sim \text{forma} + \ln\text{HW}, \text{random} = \sim 1 | \text{ID})$

Tabulka 34 Výsledky testu ANOVA (vysvětlovaná proměnná maximální síla stisku, logaritmovaná) pro formy: V (Velká), LAB (laboratorní) v závislosti na šířce hlavy (HW, logaritmovaná) s šetřením na náhodný efekt identity jedince (ID)

	numDF	denDF	F-value	p-value
(Intercept)	1	392	3935.301	<.0001
forma	1	193	0.066	0.7976
lnHW	1	392	21.543	<.0001

Tabulka 35 Koeficienty GLM modelu (vysvětlovaná proměnná maximální síla stisku, logaritmovaná) pro formy: V (Velká), LAB (laboratorní) v závislosti na šířce hlavy (HW, logaritmovaná). Porovnáváno vůči síle stisku velké formy.

	Hodnota	SE	DF	t-value	p-value
(Intercept)	0.1302677	0.15427603	392	0.844381	0.3990
formaLAB	0.0113497	0.03097305	193	0.366439	0.7144
lnHW	0.7262423	0.15646846	392	4.641461	0.0000