

**Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy**

**katedra zoologie**

**oddělení ekologie a etologie**



Bakalářská práce

## **Měření performance u plazů a obojživelníků**

Veronika Musilová

Školitel: Mgr. Eva Landová, Ph.D.

Konzultant: Doc. Daniel Frynta, Dr.

Praha 2008

# OBSAH

<b>1</b>	<b>úvod.....</b>	<b>3</b>
	1.1 cíle .....	6
<b>2</b>	<b>měření performance .....</b>	<b>8</b>
	2.1 běhání.....	8
	2.1.1 měření maximální rychlosti .....	9
	2.1.2 měření vytrvalosti.....	16
	2.2 skákání.....	21
	2.3 ostatní.....	23
	2.4 testované behaviorálně-ekologické hypotézy za využití performance .....	24
	2.4.1 maximální rychlost.....	26
	2.4.2 vytrvalost .....	30
	2.4.3 skákání .....	31
<b>3</b>	<b>diskuze: vztah měření performance a fitness.....</b>	<b>32</b>
<b>4</b>	<b>vědecký zájem věnovaný performanci .....</b>	<b>34</b>
<b>5</b>	<b>návrh testů .....</b>	<b>37</b>
	5.1.1 endurance .....	37
	5.1.2 maximální rychlost.....	38
	5.1.3 překonávání překážek .....	38
	5.1.4 přilnutí k povrchu .....	40
<b>6</b>	<b>přílohy .....</b>	<b>42</b>
<b>7</b>	<b>seznam použité literatury .....</b>	<b>44</b>

# 1 ÚVOD

Živočichové žijí na Zemi v rozmanitých přírodních podmínkách, přičemž každý z nich je svému habitatu specificky přizpůsoben. Tyto adaptace (např. morfologická, fyziologická, ekologická) se odráží v jeho základním tělesném plánu a chování a podílí se tak na zvýšení jeho fitness. Fitness neboli biologickou zdatnost je velmi těžké stanovit, dá se odhadnout pouze zpětně, a to v relativních hodnotách, v počtu dospělých potomků, kteří se můžou dál rozmnožovat (Flegr, 2005). Je to tedy v užším slova smyslu úspěšné genetické přežití jedince v dalších generacích, přičemž zdatnost nezávisí pouze na vlastnostech daného jedince, ale i na zdatnostech ostatních jedinců v populaci a navíc úzce závisí i na vnějších podmínkách.

Jakou mají jedinci zdatnost v konkrétních podmínkách a v konkrétní situaci je však v podstatě nemožné změřit, proto se pro stanovení využívá korelátů fitness, performance. Performancí můžeme rozumět schopnost organismu jako celku vykonávat ekologicky relevantní výkony (např. vyhledávání potravy, páření nebo útěk před predátorem), přičemž se předpokládá pozitivní korelace s celkovou fitness organismu (Arnold, 1983; Garland & Losos, 1994, diagram 1-1). V tradičním slova smyslu je to tedy maximální výkon organismu v určité standardní situaci (např. běhání, skákání, kousání). Někteří autoři dokonce specifikují tzv. ekologickou performanci, tj. jak organismu přispívá maximální performance při zvládnutí klíčových životních výkonů v přirozených ekologických podmínkách (Irschick, 2003; Husak, 2006). Současné přístupy zdůrazňují význam vztahu performance a prostředí, které přímo ovlivňuje, jakou bude mít organismus celkovou úspěšnost (Losos, 1990b).

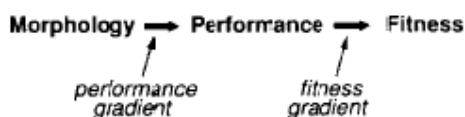
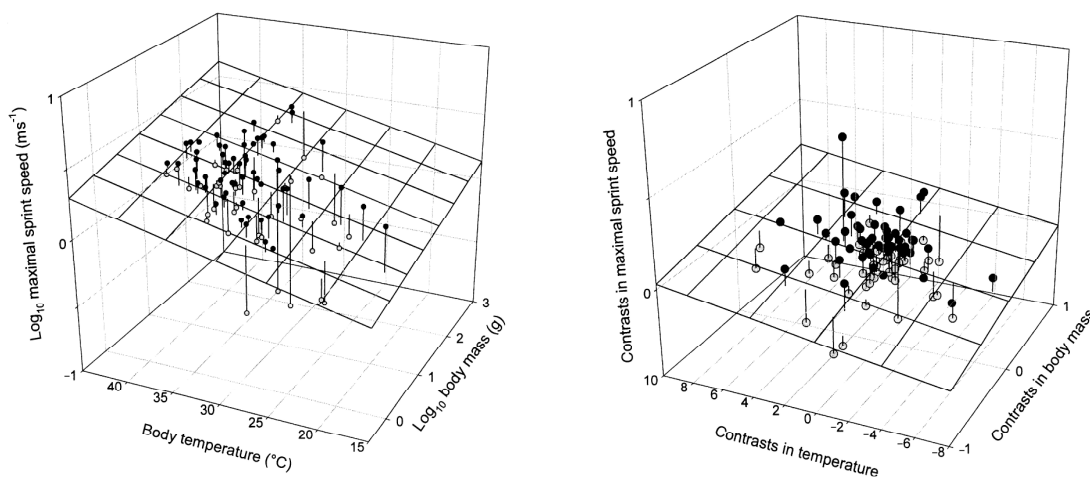


Diagram 1-1 (Arnold, 1983)

Porovnání morfologie, performance, ekologických nároků a fitness u různých druhů je komplikováno fylogenezí. Jde o to, že jsou-li znaky blízce příbuzných druhů podobné, potom údaje o jednotlivých druzích nelze považovat za statisticky nezávislé. Měli totiž společného předka a s ním potencionálně mohou sdílet řadu morfologických i

jiných znaků. Proto před použitím druhových dat pro srovnávací účely (zejména pro odhalení statistických závislostí) a vztahů mezi znaky musíme vliv závislosti stavu znaku mezi blíže příbuznými formami odstranit. Pro odfiltrování vlivu fylogeneze se používají tzv. fylogenetické srovnávací metody. U kvantitativních znaků se používá nejčastěji metoda felsensteinových nezávislých kontrastů. Těmito kontrasty nahradíme původní data a dále studujeme pouze statistické vztahy mezi kontrasty spočítané pro jednotlivé proměnné. Musíme jen použít metody předpokládající nulový intercept, tj. prokládáme přímky, které procházejí počátkem (Felsenstein, 1985; Harvey & Pagel, 1991; Losos & Miles, 1994; Van Damme & Vanhooydonck, 2001, graf 1-1).



Graf 1-1 Maximální rychlost jako funkce hmotnosti těla a tělesné teploty u plazů. Regresní plochy jsou vypočteny ze všech čeledí kromě chameleonů: tradiční analýza (vlevo), fylogenetická analýza (vpravo). (Van Damme & Vanhooydonck, 2001)

Výkon zvířete v určitém testu, tedy performanci, si můžeme představit jako sport. Výkon v různých disciplínách může být různý, maximální výkon se však podává jen v několika z nich. Problém je, že u performance málokdy poznáme, který z výkonů je maximalizován a je předmětem selekce. I když to někdy vypadá, že je určitá performance teoreticky výhodná, často se ukazuje, že selekce na performanci zdánlivě nepůsobí. Je to proto, že přírodní výběr nevyseletoval ideální performanci z hlediska jednotlivých testů, ale z hlediska celkové fitness. Výkon tedy není jednoduchým

výsledkem jednoho nebo kombinace několika morfologických znaků. Předmětem selekce je kombinace těchto dispozic, tedy celkový výkon organismu v různých disciplínách (v desetiboji). Celkově lze říct, že zvíře řeší během života (selekce v evoluci) kompromis mezi morfologickými znaky, fyziologickými znaky a life-history parametry (plodnost, sexuální dimorfismus). Selektováni jsou často jedinci s nejlepší vhodnou kombinací těchto znaků.

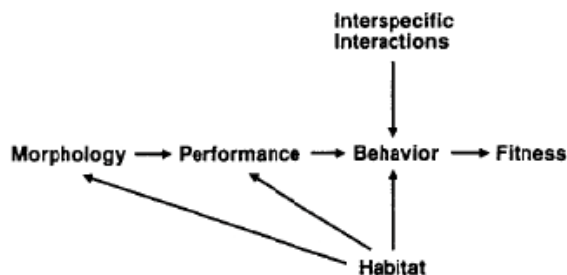
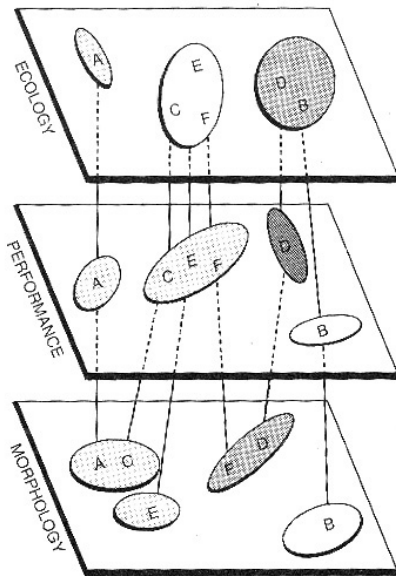


Diagram 1-2 Habitat ovlivňuje všechny úrovně vztahu morfologie/performance/chování/fitness (Arnold, 1983).

Další otázkou je, jak měřit příspěvek performance ke zvýšení fitness zvířete. Performance dává určité možnosti ke specifickému chování (např. antipredační postoje, rychlé únikové reakce), které dále zvyšuje fitness zvířete (diagram 1-2, Arnold, 1983; Husak, 2006c). Jiný příklad je rychlost běhu a vytrvalost samců *Sceloporus occidentalis* (Phrynosomatinae), které jim zřejmě pomáhají udržet si dominantní postavení, které přímo koreluje s jejich fitness (Robson & Miles, 2000, viz 2.1.2).

Přímý vliv performance na fitness by bylo dobré měřit v rámci celé populace, otestovat performanci všech jedinců, a zjistit zda jedinci maximalizující určitý výkon mají v rámci populace také větší fitness, jako bylo měřeno u *Lacerta vivipara* (Le Galliard & Ferriere, 2008). Studium performance je však ještě komplikovanější. Často se stává, že vztah mezi jednotlivými úrovněmi, tj. vztah mezi morfologií, performancí a ekologií není lineární. Druhy s rozdílnou morfologií mohou mít stejnou performanci a mít podobné ekologické nároky (obr 1-1). Naopak, druhy morfologicky podobné mohou mít zcela rozdílný výkon související s rozdílnou ekologií (obr 1-1). Existují i druhy, které se stejnému prostředí (např. arborealita) přizpůsobily zcela jinak a mají



tedy rozdílnou performancí i morfologický substrát. Performance se tedy selektuje tehdy, když je pozitivně korelovaná s ostatními vlastnostmi, které příznivě ovlivňují fitness.

Obr. 1-1 Komplikovaný vztah morfologie, performance a ekologie (Miles, 1994 in Lizard ecology: historical and experimental perspectives).

## 1.1 CÍLE

Cílem této bakalářské práce je shromáždit literární údaje o měření performance převážně u plazů. Okrajově se v ní zmíním i o některých performančních testech u obojživelníků, neboť poikilotermní živočichové mají často shodné ekologické nároky a podobné strategie pro přežití v daném prostředí jako plazi. Proto také performanční testy vyvinuté pro obojživelníky mohou být snadno adaptovány pro testování výkonu u plazů. Jedním z řady takových testů, který byl ze začátku vyvinut pro obojživelníky (Wilson et al., 2000) a později byl obdobně použit při testování plazů (Toro et al., 2003), je např. biomechanika skoku.

V této práci se zaměřím zejména na metodiku různých způsobů měření performance a biologické a fyzikální faktory ovlivňující přesnost tohoto měření, přičemž dalším úkolem pak bude získat přehled o nejdůležitějších otázkách či problémech behaviorální ekologie, které se řeší pomocí testů performance. Zaměřím se tedy na to, ve kterých životních situacích zvíře získává (gravidita samice) či ztrácí (pomalý únik před predátorem) fitness a jak se to projevuje na jeho schopnostech, výkonu v performančních testech, a zda dané testy performance jsou schopné

případnou změnu mezi ztrátou (cost) a ziskem (benefit) v rozhodujících životních okamžicích (trade off) zaznamenat.

Z rešerše publikované literatury o performanci se pokusím zjistit, jak souvisí vědecký zájem o jednotlivé plazi taxony s množstvím publikovaných prací o performanci. Jde o to, zda je pozornost badatelů rovnoměrná, nebo zda je naše znalost o vztahu morfologie/performance/fitness u plazů jasně ovlivněna distribucí vědeckého zájmu, který je věnován pouze několika taxonům.

Praktickým výstupem této práce by mělo být navržení série performančních testů pro gekončíka nočního (*Eublepharis macularius*; Eublepharidae). Na PřF UK máme v chovech dvě populace gekončků, jedna pochází z odchyty ve volné přírodě, druhá je již po generaci držena v zajetí. V diplomové práci bych chtěla zjistit, zda se tyto populace liší. Z literatury o performanci a ze znalosti ekologie čeledi Eublepharidae se budu snažit porovnat výhody a nevýhody jednotlivých performančních testů (zejména pro měření lokomoční aktivity) a na základě tohoto srovnání navrhnout adaptaci testu přímo pro gekončíka nočního. Taková série performančních testů, která by skutečně korelovala s fitness gekončků, by mohla být v budoucnu použita i na testování rozdílů na úrovni morfologicky odlišných forem druhu *E. macularius* a příbuzných druhů *E. angramayniu*, *E. fuscus*, teoreticky i *E. hardwickii* a *E. turcmenicus*.

Všechny cíle tedy ještě jednou shrnuji v bodech.

- 1) sumarizovat dostupnou literaturu o měření performance zejména u plazů a okrajově i u obojživelníků
- 2) shrnout možné metodiky měření s ohledem na biologické a fyzikální okolnosti měření
- 3) získat přehled o nejdůležitějších otázkách, které se řeší pomocí různých performančních testů
- 4) zjistit, jaká je distribuce vědeckého zájmu o jednotlivé taxony vzhledem k publikovaným pracím
- 5) navrhnout sérii performančních testů pro gekončíka nočního (*Eublepharis macularius*; Eublepharidae), a to na základě srovnání výhod a nevýhod předešlých testů performance a vzhledem k jeho ekologii

## 2 MĚŘENÍ PERFORMANCE

Pro plazy a obojživelníky existuje řada performančních testů jako např. měření lokomoční aktivity (rychlost běhu, vytrvalost, skok), síla kousnutí antipredační chování apod. Měření performance se využívá především ke stanovení maximální funkční kapacity organismu a také ke zjištění adaptivních rozdílů v morfologických či fyziologických znacích. Performanční znaky jsou často komplexní, nicméně komparativní studie se často soustředí jen na dílčí měření performance, jako je u běhu např. maximální rychlost (Losos, 1990a; Bauwens et al., 1995) nebo maximální vytrvalost (Garland, 1999), u skákání např. maximální vzdálenost skoku (Losos & Irschick, 1996).

### 2.1 BĚHÁNÍ

Běhání je jedním z nejčastěji využívaných performančních testů pro měření lokomoční aktivity plazů, neboť schopnost běhat a běhat rychle je důležitý aspekt mnoha hledisek jejich ekologie (např. útěku před predátorem, chytání kořisti apod.). Vzhledem k tomu, že ne každý organismus je stavěný na dlouhodobější zátěž (např. vytrvalostní běh), využívají jedinci v běhu 2 lokomočních strategií. Jedni volí vytrvalý běh, tj. stejnou rychlost pohybu po delší časový úsek, jiní běhají jakoby ve vlnách, tj. střídají krátké úseky o submaximální rychlosti s přestávkami (Garland, 1994). Pokud pomocí performance v běhání stanovujeme celkovou kapacitu jedince, nejčastějšími měřenými parametry jsou maximální rychlost „maximal sprint speed“ a vytrvalost „endurance“. Laboratorní studie by měly ukázat, že maximální rychlost běhu je ovlivněna celou řadou faktorů, jako jsou tělesná teplota, gravidita, ztráta ocasu či vyčerpání. Proti tomu by terénní studie měly dokumentovat, jak se projevuje snížení maximální rychlosti běhu ve výběru únikové strategie jedince, tj. jestli se např. při přiblížení predátora spoléhá více na kryptické zbarvení, nebo se agresivně brání (Garland & Losos, 1994).



### 2.1.1 MĚŘENÍ MAXIMÁLNÍ RYCHLOSTI

Rychlost běhu je ekologicky velmi významná. Je spolehlivě měřitelná s dobrou opakovatelností výsledků (Garland, 1985; Husak & Fox, 2006). Díky tomu a také díky rozmanitosti testovaných hypotéz (viz 2.4) bylo navrženo vícero metod měření maximální rychlosti.

Jedním z prvních přístrojů navržených pro měření maximální rychlosti běhu je mikroprocesorem kontrolovaný „photocell-timed racetrack“. Tuto techniku měření performance použil Garland (1985) při zkoumání otázky, jestli by bylo možné jen na základě znalostí proporcí těla (velikost, tvar) předpovědět jeho funkční charakter, např. maximální rychlost běhu.

Racetrack tvořila dráha o délce 3 m a šířce 20 cm, na níž byla položena tvrdá gumová podložka. Dráhu ohraničovaly stěny z kartonu. V zářezech ve stěnách bylo instalováno 12 setů po 6 fototranzistorech na jedné stěně a po 6 fotobuňkách na stěně protější, přičemž jednotlivá zařízení daného setu byla rozmístěna vertikálně až do výšky 60 cm. Jednotlivé sety umístil v intervalech 5, 5, 5, 10, 25, 25, 25, 25, 25, 25, 25 cm na prvních 2 m dráhy. Rozestupy setů byly zvolené tak, aby dovolovaly výpočet počátečního zrychlení i maximální rychlosti běhu.

Zaznamenávání pohybu zvířete po dráze probíhalo na principu přerušovaných světelných paprsků. Fototranzistory na jedné straně dráhy během pokusu trvale vysílaly infračervené paprsky, které na straně druhé snímaly fotobuňky. Jakmile došlo pohybem jedince po dráze k přerušení paprsku, počítač na signál fotobuňky zapsal dobu, kdy k přerušení došlo. Maximální dosaženou rychlost lze pak spočítat tak, že dráhu mezi 2 paprsky dělíme rozdílem mezi  $t_2$  (čas při přerušení druhého paprsku) a  $t_1$  (čas při přerušení prvního paprsku). V tomto případě byla maximální rychlost měřena na intervalu o délce 0.5 m.



[http://webh01.ua.ac.be/funmorph/field\\_equipment.html](http://webh01.ua.ac.be/funmorph/field_equipment.html)

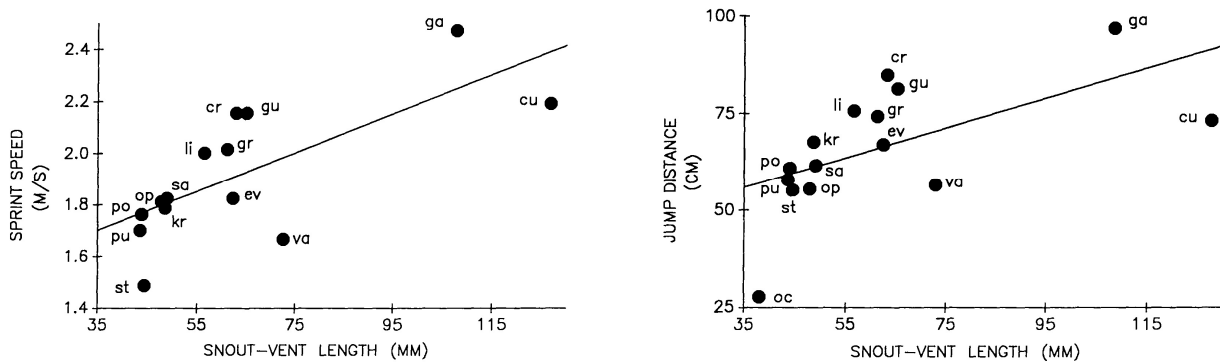
Zvíře bylo adaptováno na teplotu 41°C v uzavřené komoře a poté bylo rychle přemístěno na dráhu tak, aby čumák byl kousek před prvním setem fotobuněk. K běhu bylo zvíře motivováno trhavým pohybem tělem, klepnutím do ocasu, nebo motivováno nebylo a rozběhlo se ihned po přemístění na dráhu. Test byl opakován dvakrát hned po sobě a poté bylo zvíře vráceno do vytemperované komory. Po nejméně 2 hodinách se uskutečnila další 2 kola testu a v následujícím dni byla celá série 4 testů provedena znovu na konečných 8 opakování, přičemž maximální rychlost byla stanovena na nejrychleji uběhnutém intervalu (0.5 m) z 8 kol.

Testování byli australské ještěři rodu *Amphibolurus nuchalis* (Agamidae). Většina zvířat pocházela z volné přírody, přičemž testy se uskutečnily během 9 dní od chycení. Odchyt probíhal v různých měsících, popořadě v prosinci, lednu a březnu, a skupinu vždy tvořili dospělci obou pohlaví i juvenilové. Otestováno bylo i několik gravidních samic a několik dlouhodobě držných zvířat (22 měsíců), z nichž většina byla zřetelně obézní.

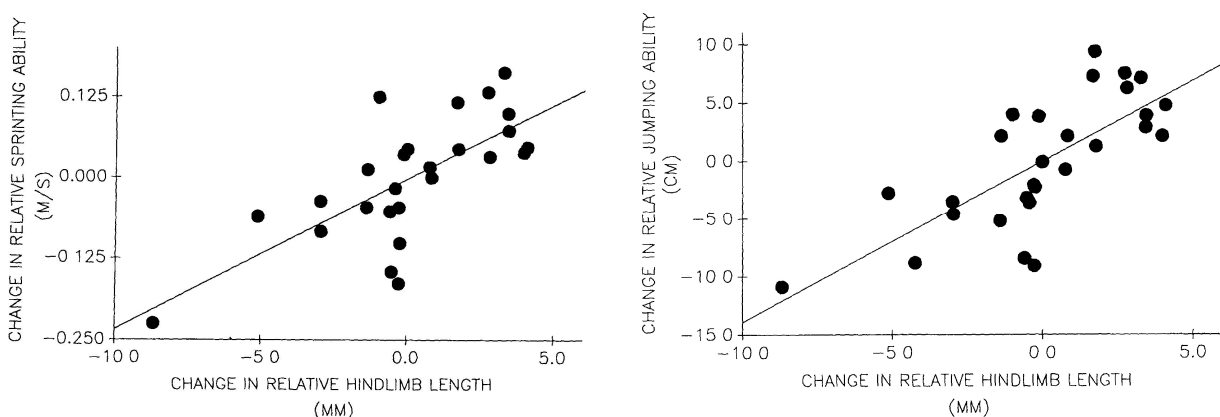
Srovnání maximálních rychlostí jedinců ukázalo, že performance se nemění mezi pohlavími a ani sezónně. Byl však prokázán vliv gravidity a dlouhodobého držení. Gravidní samice i dlouhodobě držení jedinci byli o 12% pomalejší než nově chycení. Celková hypotéza však prokázána nebyla, tj. morfometrická data nestačí k odvození míry funkčnosti organismu, např. maximální rychlosti. Selhání jejich hypotézy dle mého názoru jen potvrzuje fakt, že není snadné najít korelaci morfologie a performance, obzvláště v komplexnějším měřítku korelace více morfologických znaků.

Podobný princip měření performance použil i Losos (1990b), který se zabýval otázkou, zdali by biomechanické modely mohly osvětlit mezidruhovou koevoluci morfologie a výkonu v běhání a skákání. Pro měření maximální rychlosti běhu použil dráhu dlouhou 2,25 m s gumovým povrchem, která byla nakloněna o 37°. Pohyb jedince byl opět zaznamenáván fotobuňkami rozmístěnými po dráze v intervalech 25 cm. Zvíře bylo umístěno na spodní část dráhy a k pohybu motivoval opakovaným klepnutím do ocasu. Test byl opakován pětkrát s hodinovými přestávkami mezi koly. Za maximální rychlost vzal nejrychleji uběhnutý interval ze všech kol. Testováno bylo 15 druhů rodu *Anolis* (Polychrotinae), a to v rozmezí 2 dnů až 3 týdnů po odchytu. Tělesná teplota zvířat při testu byla udržována na optimální hodnotě 30°C.

Po analýze performančních i morfologických údajů došel Losos k závěru, že evoluční změny všech morfologických i performančních proměnných jsou pozitivně korelované s evolucí velikosti těla, kterou reprezentuje tzv. „snout-vent length“. Právě vývoj SVL vysvětluje víc jak 50% variability v běhání a skákání u testovaných druhů rodu *Anolis* (graf 2-1). Odstraníme-li vliv velikosti těla, hraje důležitou roli v performanci i vývoj délky zadní končetiny, tj. prodloužení zadní končetiny vedlo k zlepšení performance (graf 2-2). Jistou úlohu mají v evoluci lokomočních schopností i jiné faktory, jako např. aktivita enzymů či struktura svalstva, avšak ne velkou.



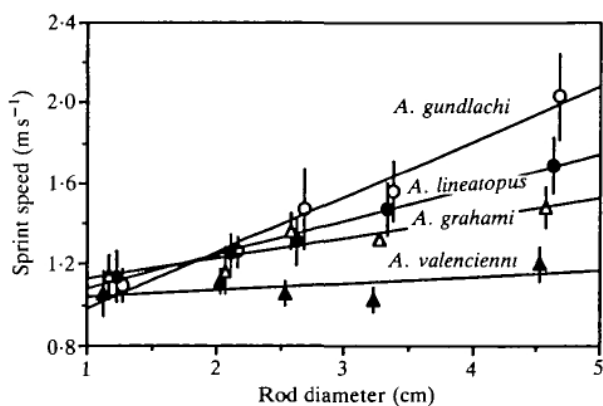
Graf 2-1 Vztah performanční proměnné (max. rychlost běhu, max. délka skoku) a velikosti těla (SVL). (Losos, 1990b – založeno na datech z Losos, 1990a) Každý bod je označený prvními 2 písmeny druhového jména rodu *Anolis* (*A.opalinus*, *A.grahami*, *A.lieatopus*, *A.garmani*, *A.valencienni*, *A.sagrei*, *A.cristatellus*, *A.pulchellus*, *A.krugi*, *A.poncensis*, *A.gundlachi*, *A.evermanni*, *A.stratulus*, *A.cuvieri*, *A.occultus*).



Graf 2-2 Evoluce relativní rychlosti běhu a relativní schopnosti skákat vzhledem k vývoji délky zadní končetiny (po odfiltrování vlivu velikosti těla). (Losos, 1990b)

O rok dříve (1989) využili Losos & Sinervo měření maximální rychlosti k objasnění jiné otázky. Jaký vliv má na efektivitu pohybu velikost průměru podkladu? Přirozenou podporu (větev) nahradili v testech tyčí, kterou pro snadnější pohyb obalili sítí ze skelných vláken (vrstva 1 mm). Tyč byla nakloněna v úhlu 45° a při testování použili vícero tyčí o stejné délce (1 m) a různém průměru (1.2, 2.1, 2.6, 3.3, 4.6 cm). Aby se zvíře pohybovalo po tyči směrem nahoru, motivovali ho opakovaným klepnutím do ocasu, přičemž byl jeho pohyb zaznamenáván fotobuňkami umístěnými v 10 cm intervalech. Maximální rychlost pro danou tyč byla stanovena z nejrychleji uběhnutého intervalu. Každý jedinec vyzkoušel v jednom setu testů všechny tyče, a to s hodinovými přestávkami. Celkem se běžely 4 sety (1 set/ 1 den), přičemž mezi sety se náhodně měnilo pořadí tyčí. Testovaná zvířata byla zahřátá na optimální tělesnou teplotu, která se pro 4 pokusované druhy rodu *Anolis* (Polychrotinae) pohybuje okolo 30°C.

Na základě srovnání maximálních rychlostí bylo zjištěno, že všechny druhy se na úzkém povrchu pohybují pomaleji než na širokém a že zatímco na úzkém povrchu nebyly mezi rychlostmi druhů markantní rozdíly, na širokém povrchu se druhy v rychlosti znatelně rozcházejí (graf 2-3). Vyšetřování tedy ukázalo, že maximální rychlost souvisí s velikostí průměru podpory, přičemž zejména na širokých površích je maximální rychlost anolisů korelována délkou zadní končetiny, a to tak, že porovnáme-li dva druhy srovnatelné velikosti, např. dlouhonožného *A. gundlachi* a krátkonožného *A. valencienni*, je dlouhonohý téměř dvakrát rychlejší než krátkonohý. Různá délka zadní končetiny by tedy mohla být následkem evoluční směny mezi maximální rychlostí a maximální stabilitou na úzkých površích.



Graf 2-3 Maximální rychlost běhu na tyčích o průměru: 1.2, 2.1, 2.6, 3.3 a 4.6 cm (Losos & Sinervo, 1989).

Analogickou metodiku testování běhu jako v předchozím případě použil Losos & Irschick (1996) při zkoumání otázky, zdali únikové chování ještěřů můžeme předpovídat na základě znalostí jejich funkčních schopností (běhání a skákání). Rychlost běhu měřili na tyčích o průměru (0.6, 1.6, 2.5, 5.1 cm), které byly obaleny sítí ze skelných vláken (vrstva 1.6 mm) a při testu byly nakloněny v úhlu 38°. Pohyb jedince zaznamenávaly fotobuňky rozmístěné v intervalech 25 cm. Testovány byly opět vybrané druhy rodu *Anolis* (Polychrotinae), a to v rámci 8 týdnů od chycení.

Testování potvrdilo, že šířka povrchu ovlivňuje performanci, přičemž běhání je daleko více ovlivněno šířkou substrátu než skákání. Na způsob úniku před predátorem má substrát vliv jen částečný, neboť v únikovém chování se odráží efekt i jiných faktorů (např. typ predátora, denní doba, klima atd.). Anolisové, na které má změna průměru podpory vliv, tj. dlouhonozí, unikají na podkladu širším než 5 cm před predátorem téměř výhradně během, avšak při zúžení podkladu volí raději útěk skokem.

Z několika předešlých prací (Losos, 1990b; Losos & Sinervo, 1989; Losos & Irschick, 1996) plyne, že velikost těla a délka zadní končetiny u anolisů jasně korelují se schopností běhat a skákat. Tento výsledek ukazuje, že ačkoliv je těžké najít korelaci morfologie a performance, přece jen se někde najít dá. Úspěšnost hledání vidím především v tom, že se autoři soustředili více na jeden konkrétní znak (např. délka zadní končetiny), než na spolupůsobení mnoha znaků (např. délka přední a zadní končetiny, ocasu, velikost těla apod.).

Při zkoumání otázky, zdali má rozpětí zadních nohou vliv na maximální rychlost běhu, použili Bonine & Garland (1999) pro měření rychlosti běhu jinou techniku, tzv. „high-speed treadmill“. Treadmill aparatura byla složena z posuvného gumového pásu a pohyblivých desek z plexiskla, jimiž se dala regulovat efektivní běžecká plocha. Ve svých testech upravili aparaturu tak, že efektivní běžecká plocha měla trychtýřovitý tvar, tj. pás o délce 140 cm byl ze stran ohraničen deskami, které byly vepředu vzdáleny 15 cm a vzadu 25 cm.

Na začátku bylo zvíře umístěno do středu zadní části pásu a k pohybu po pásu ho motivovali i několikerým lehkým klepnutím do ocasu. Jakmile začalo běžet, byla postupně zvyšována rychlost pásu odpovídající rychlosti pohybu zvířete, a to až do zjevné maximální rychlosti zvířete, kdy zvíře neodpovídalo na zrychlení pásu. V té

chvíli byla rychlost pásu ještě nakrátko udržována konstantní, a to pro případ, že by zvíře ještě zrychlilo. Většinou se však zvíře rychle unavilo a bylo odvezeno na konec pásu, kde ho chytili. Rychlost běhu jedince tedy korespondovala s rychlostí pohybu pásu, tudíž za maximální rychlost byla vzata nejvyšší hodnota, která byla při testech odečtena z tachometru přístroje.

Testovali vybrané rody z čeledi Iguanidae, Teiidae a Anguidae, přičemž zástupci rodů byli odchyceni ve volné přírodě. Test se opakoval dvakrát ve dvou po sobě následujících dnech. Testované zvíře bylo vždy zahřáté na jeho aktivní tělesnou teplotu a i pás byl před a během testu zahříván lampou. Na základě analýzy performančních a morfometrických údajů bylo potvrzeno, že vnitrodruhové změny v maximální rychlosti u testovaných rodů jsou pozitivně korelovány rozpětím zadních končetin.

V tuto chvíli by se dalo pokračovat ve vyjmenovávání dalších a dalších metod, které byly vyvinuty pro testování maximální rychlosti, avšak tyto další techniky jsou pouze modifikacemi těch stávajících. K měření maximální rychlosti se tedy obecně používá jakási „závodní trať“, která je upravována nejen z hlediska cíle zkoumané hypotézy (viz 2.4), ale také z pohledu morfologie a ekologie testovaného zvířete. Trať se tedy liší zejména v použitém povrchu, funkčních rozměrech a také z hlediska monitorování pohybu.

Jako povrchový materiál se používá tvrdá hrubá guma (Garland, 1995; Losos, 1990b), písek (Miles 1994a; Robson & Miles, 2000), korek (Bauwens et al., 1995; Vanhooydonck et al., 2001), síť ze skelných vláken (Losos & Irschick, 1996) nebo třeba smirkový papír pro napodobení žulové skály (McConnachie & Whiting, 2003; Goodman, 2007). Autoři se povrchem většinou snažili co nejvíce přiblížit strukturu substrátu, na němž se testování jedinci obvykle pohybují, nicméně někteří volili daný povrch i za jiným účelem, jako je měření délky a frekvence kroků podle stop v písku. Miles (1994a) takto testoval ekologicky různé druhy čeledi Phrynosomatinae např. *Sceloporus woody* (pozemní), *S. clarkii* (arboreální) a *S. jarrovi* (saxikolní). Tato volba substrátu kvůli metodě měření kroků se mi však nezdá příliš šťastná. Pro zvířata pohybujících se v písčitých habitatech může rychlost pohybu odpovídat skutečnosti, avšak arboreální a pozemní druhy může písek dle mého názoru zpomalit.

V podobném duchu se vyjadřuje i studie (Bonine & Garland, 1999), kde bylo zjištěno, že u 16 z 19 druhů byla naměřena vyšší maximální rychlost než v předešlých studiích. Autoři nabízí více důvodů nepřesnosti. Kromě substrátu by chyba mohla být i ve způsobu měření času, kdy tachometr je přesnější než stopky, nebo také v délce dráhy, neboť někteří ještě zvyšují svoji rychlost modulací délky kroku, což dokážou až po uběhnutí několika metrů. Např. maximální délka kroku u *Uma scoparia* (Phrynosomatinae) se pohybuje okolo 22 cm, což je asi 5 kroků na standardní délce trati (2 m).

Jejich vysvětlení nepřesností se mi zdá přesvědčivé, nicméně bych ještě dodala, že rozdílnost rychlostí by mohla být dle mého názoru značně ovlivněna i stresem zvířete. Ve většině prací je zvíře motivováno lehkým klepnutím štětečkem na bázi ocasu, což přináší určitý stres, ovšem srovnatelný u všech měření. Zvířata testovaná na treadmillu jsou však vystavena kromě stresu vyvolaného klepnutím do ocasu (přirozený podnět) i stresu z pohybujícího se pásu, který jim ujíždí pod nohama (naprosto cizí podnět). Vyšší rychlost tedy může být vyvolaná vyšší mírou stresu, což ovšem zabíhám do otázky, za jakých podmínek tedy zvíře podává maximální výkon? Maximální výkon za použití standardizované metodiky je tedy spíše záležitostí vědeckého konsensu a neznamena to, že by zvíře za jiných podmínek nedokázalo utíkat rychleji. Za dodržení standardních podmínek je však opakovatelnost maximálního výkonu velmi vysoká (Garland, 1985).

Co se týká způsobu monitorování pohybu, k stanovení maximální rychlosti běhu se používají 2 techniky: sledování rychlosti jedince a rychlost pohybu pásu treadmill. V prvním případě je monitorován pohyb jedince, a to buď pomocí fotobuněk rozmístěných v pravidelných intervalech po celé délce trati (Garland, 1985; Losos & Irschick, 1996) nebo pomocí vysokorychlostního videa (Garland, 1984; Van Damme et al., 1998; Vanhooydonck et al., 2006) a rychlost je pak vypočtena z nejrychleji uběhnutého intervalu určité délky. Ve druhém případě je za maximální rychlost jedince vzata nejvyšší hodnota, která byla při testech odečtena z tachometru přístroje, neboť rychlost běhu jedince odpovídala rychlosti pohybu pásu (Bonine & Garland, 1999). Obecně je za přesnější považován druhý způsob měření rychlosti běhu, tj. rychlost pohybu pásu, nicméně jak jsem poukázala výše, je to za cenu nepřirozené situace pro testovaná zvířata.

Při měření běhu se většinou používá horizontální dráha, nicméně existují i modifikace, kdy je dráha v různé míře nakloněna (Losos, 1990b). Sklon dráhy má zabránit, aby zvířata při testování běhu skákala. Extrémní modifikací dráhy jsou pak pro arboreální druhy, jako jsou např. anolisové, nakloněné tyče (Losos & Sinervo, 1989; Huyghe et al., 2007). I přes širokou škálu modifikací testů pro rychlost běhu je měření této schopnosti nejčastěji používaným performančním testem.

## 2.1.2 MĚŘENÍ VYTRVALOSTI

Stejně jako rychlost hraje v životě jedince důležitou roli i vytrvalost.

Na otázku, zdali vytrvalost souvisí s velikostí těla nebo s tělesnou teplotou, hledal odpověď Garland (1994). Vytrvalostní kapacitu neboli výdrž měřil jako časový interval, po který byl jedinec schopný běžet rychlostí 1 kmh<sup>-1</sup> na pohyblivém pásu



<http://www.public.asu.edu/~denardo/animals/gilas.html>

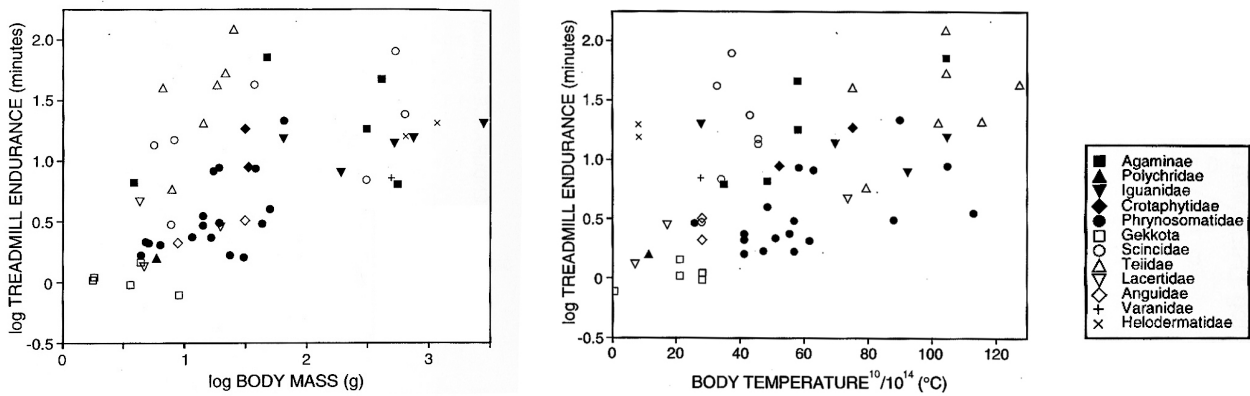
„electric treadmill“. Pás byl z tvrdé gumy, byl ohraničen stěnami z plexiskla a jeho rozměry se lišily v závislosti na velikosti testovaného jedince. Zvíře stimuloval k pohybu klepnutím do ocasu či krátkým stiskem zadních končetin, přičemž pokus byl ukončen vždy, když zvíře nezačalo reagovat ani po 10 dotycích nebo bylo viditelně vyčerpané, tj. neodpovídalo na kontrolní dotek. Test měl 2 kola ve 2 po sobě následujících dnech. Tělesná teplota zvířat se

během testu pohybovala na stupních, v nichž jsou dané druhy aktivní v přírodě. Testováno bylo 57 druhů v rámci čeledí Agamidae, Iguanidae, Gekkonidae, Scincidae, Teiidae, Lacertidae, Anguidae, Varanidae a Holodermatidae, a testy probíhaly v několika málo dnech po odchycení.

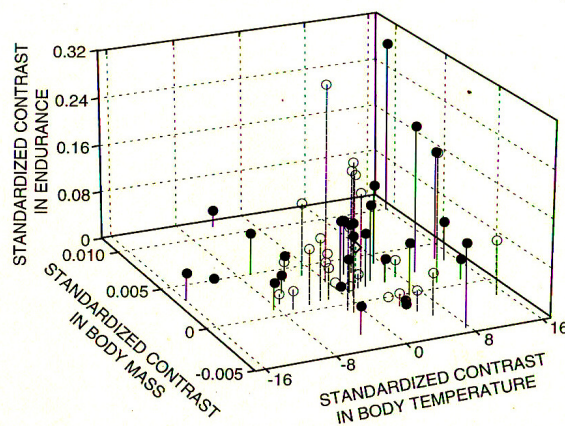
Z výsledků srovnávacích analýz vyplývá, že velikost těla či tělesná teplota mohou vysvětlit pouze polovinu všech vnitro- nebo mezidruhových změn vytrvalosti, neboť ve vytrvalosti hrají svou roli i fyziologické faktory jako maximální spotřeba kyslíku, relativní velikost srdce či svalstva apod. Nicméně mezi log<sub>10</sub> vytrvalostí, log<sub>10</sub>



tělesnou hmotností a tělesnou teplotou<sup>10</sup> existuje pozitivní vztah (graf 2-4). Rovněž postupná vícenásobná regrese vypočtená na základě fylogeneticky nezávislých kontrastů (Felsenstein, 1985) ukázala, že kontrasty v tělesné hmotnosti a v teplotě signifikantně predikují kontrasty ve vytrvalosti (graf 2-5).



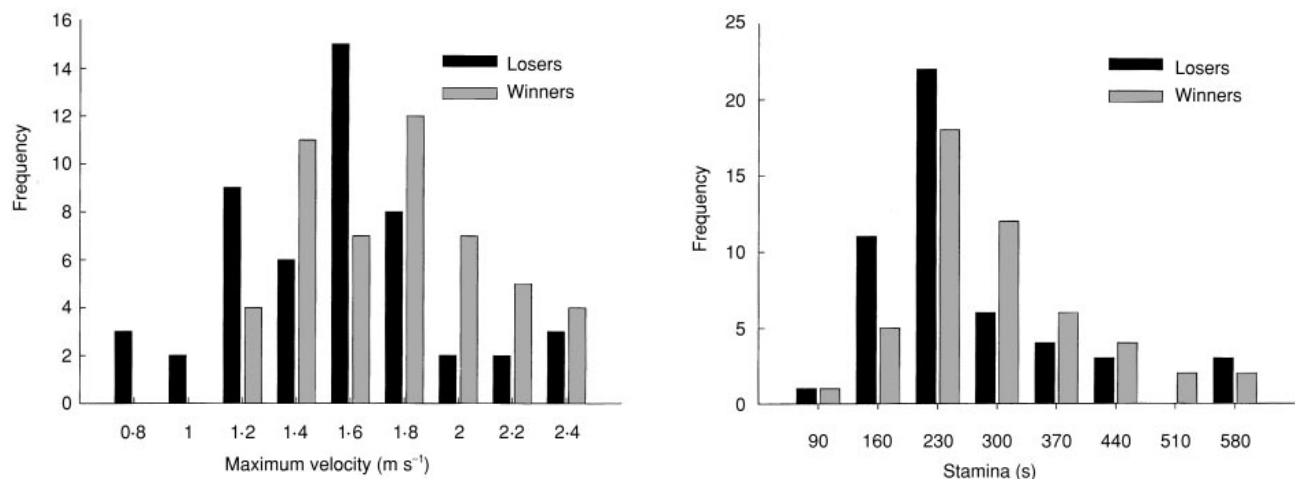
Graf 2-4 Pozitivní vztah mezi  $\log_{10}$  vytrvalosti a  $\log_{10}$  tělesné hmotnosti; korelace mezi  $\log_{10}$  vytrvalosti a tělesnou teplotou<sup>10</sup> (Garland, 1994). *Podle nové systematiky (Townsend et al., 2004), Agamidae jsou dnes samostatná čeleď, zatímco čeledi Polychrotidae, Iguanidae, Crotophytidae a Phrynosomatidae mají status podčeledí v rámci čeledi Iguanidae.*



Graf 2-5 Pozitivní vztah mezi standardizovanými nezávislými kontrasty v  $\log_{10}$  vytrvalosti s kontrasty v  $\log_{10}$  tělesné hmotnosti a v tělesné teplotě<sup>10</sup> (Garland, 1994). Symbol  $\circ$  reprezentuje skupinu čeledí Agamidae, Iguanidae;  $\bullet$  skupinu čeledí Gekkonida, Scincidae, Teiidae, Lacertidae, Anguinae, Varanidae a Holodermatidae;  $\diamond$  základní kontrast mezi oběma skupinami.

Robsona & Milese (2000) zajímalo, zda dominantní postavení může korelovat s lokomoční performancí (např. maximální rychlost a vytrvalost). K měření vytrvalosti opět využili metodu posuvného pásu, jehož povrch byl plátěný a který se pohyboval rychlostí  $0.5 \text{ kmh}^{-1}$ . Zvíře motivovali k pohybu klepnutím do ocasu a nechali ho běžet až do úplného vyčerpání. Měření se opakovalo dvakrát s nejméně 24 hodinovou přestávkou, přičemž tělesnou teplotu zvířat udržovali na jejich teplotním optimu. Testování byli zástupci rodu *Urosaurus ornatus* (Phrynosomatinae), a to pár dní po odchycení.

Na základě analýzy výsledků se ukázalo, že dominantní samci byli prokazatelně rychlejší a měli větší vytrvalost než samci submisivní (graf 2-6). Dominance jedinců přitom byla jednoznačně určena na základě tzv. „behavioural scores“, tedy rozdílu součtů agresivního a submisivního chování během testování duelu dvou samců. Také dřívější studie (Garland et al., 1990) pro rod *Sceloporus occidentalis* (Phrynosomatinae) naznačila, že sociální dominance je pozitivně korelovaná maximální rychlostí, avšak ve vytrvalosti rozdíly prokázány nebyly. Obě studie se shodují, že lokomoční performance hraje roli v dominantním chování, avšak svou roli v něm má i hladina hormonů (např. testosteron). Jinak řečeno, dominance nesouvisí s rychlostí nebo vytrvalostí přímo, ale spíše odráží celkové zdraví a sílu organismu.



Graf 2-6 Histogram maximální rychlosti a vytrvalosti dospělých samců, kteří byli testováni na dominantní chování (Robson & Miles, 2000).

V letošním roce byla publikována další zajímavá práce. Le Galliard & Ferriere (2008) hledali odpověď na otázku, do jaké míry přírodní výběr a sexuální selekce podporuje fenotyp s příslušnou lokomoční kapacitou, tj. zdali morfologie a vytrvalost mohou předpovědět roční tělesný růst, roční přežití a reprodukční úspěch. Vytrvalost měřili na tzv. „circular racetrack“, tedy jakési horizontální kruhové dráze o vnějším průměru 60 cm, která měla korkový povrch a která se pohybovala rychlostí  $0.36 \text{ kmh}^{-1}$  pro juvenilů nebo  $0.66 \text{ kmh}^{-1}$  pro dospělé, přičemž zvolené hodnoty byly vybrány s ohledem na rychlost pohybu jedince v přírodě. K běhu byla zvířata motivována klepáním štětečkem do ocasu. Tělesná teplota jedinců byla během testu udržována v optimální hodnotě  $30\text{--}32^\circ\text{C}$ . Pokus byl ukončen, jestliže zvíře nereagovalo ani po 10 dotycích, nebo bylo vyčerpané. Testování byli jedinci rodu *Lacerta vivipara* (Lacertidae) ve 3 věkových kategoriích (0-1 rok (juvenile), 1-2 roky (yearling) a 2 a více let (adult)), přičemž to byli zástupci první a druhé generace ještěřů odchycených v přírodě a chovaní ve venkovních výbězích, které imitovaly přírodní mikrohabitat.

Měření ukázala, že po vylíhnutí se vytrvalost jedinců v rámci vrhu značně liší. Za variabilitu v performanci by mohly být odpovědné jak geny, tak i negenetické faktory, nicméně autoři vliv vnějších faktorů díky použití standardizovaných podmínek při testu i chovu odmítají. Souvislost vytrvalosti a tělesného růstu se nepotvrdila v žádném věku. Vliv přírodního výběru na performanci byl prokázán pouze u juvenilů a jednoletých jedinců, a to pozitivní, a stejně tak ale slaběji se pozitivní sexuální selekce projevila pouze u dospělých samců. Selektce na lokomoční performanci se ukázala nelineární jak pro přežití juvenilů, tak pro reprodukční úspěšnost dospělých samců. Právě nelinearita a proměnlivost selekce vzhledem k věku může tedy být zodpovědná za velkou individuální rozdílnost a vysokou dědičnost lokomoční performance.

Pro měření vytrvalosti se tedy obecně používají 2 techniky. Většina studií používá pro měření „motorizovaný treadmill“ (Huey et al., 1984; Cullum, 1997), nicméně je i několik studií, které používají horizontální „circular racetrack“ (Le Galliard et al., 2003; Le Galliard & Ferriere, 2008). Společným znakem obou metod je, že povrch se pohybuje určitou konstantní rychlostí (např.  $0.5 \text{ kmh}^{-1}$ ,  $1 \text{ kmh}^{-1}$ ). Rychlost posunu pásu či kruhové dráhy byla přitom vždy zvolena s ohledem na rychlost, s níž se druhy pohybují při klidových aktivitách v přírodě (appendix I Garland, 1993; Perry

et al., 2004), ale také s ohledem na objem dat. Mnohá zvířata dokážou při nižších rychlostech běžet vytrvale i desítky minut, tudíž bylo třeba zvolit takovou rychlost, při níž by se i ti nejvytrvalejší jedinci vyčerpali dříve a která by nebyla příliš velkou zátěží pro ostatní. Ze stejných důvodů neunavitelnosti několika jedinců sáhli někteří autoři po dalším ztížení pohybu, kdy vytrvalost byla měřena na treadmillu s nakloněnou běžeckou plochou (Cullum, 1997 a 1998). Další modifikace těchto metod spočívají v použití různých povrchových materiálů. Pohyblivý pás treadmillu bývá látkový (Robson & Miles, 2000), z tvrdé hrubé gumy (Garland, 1994 a 1999) nebo také z neoprénové pryže (Chapple & Swain, 2002). Povrch kruhové dráhy byl z korku (Le Galliard & Ferriere, 2008).

Zvířata byla motivována k běhu stejně jako v předchozím případě, a to klepnutím štětečkem na bázi ocasu a samozřejmě také samotným pohybem pásu nebo kruhové dráhy. V jednom případě mě nicméně zaujala ještě jiná motivace. Huey et al. (1984) při měření vytrvalosti instaloval na přední straně treadmillu, tedy ve směru pohybu jedince, tmavý box, čímž simuloval možný úkryt. Tato motivace je dle mého názoru výhodná, protože když zvířeti dáme cíl, zvýšíme tím jeho chuť běhat, přičemž používáme motivaci z řady přirozených podnětů.

Měření performance bylo většinou ukončeno, když jedinec nereagoval do 10 sekund dráždění (Cullum, 1998) nebo se nerozeběhl ani po 10 dotycích do ocasu (Robsona & Milese, 2000). Při měření se nicméně autoři potýkali také s problémem, kdy jedinci neběželi konstantní rychlostí, kterou udával pás, ale využívali techniky zrychlení a svezení se, což se ovšem negativně promítá do jejich energetických nákladů a poté i do vytrvalosti. Tuto techniku využívala především zvířata stresovaná. Autoři se tedy snažili o co nejšetrnější stimulaci jedince k pohybu, přičemž polekané zvíře z daného kola testu bylo vždy vyřazeno (Garland, 1994). Při dodržení standardních podmínek při měření performance bylo v mnoha pracích prokázáno (Garland et al., 1990; Garland, 1994; Robson & Miles, 2000), že vnitrodruhové změny ve vytrvalosti jsou všeobecně opakovatelné.

## 2.2 SKÁKÁNÍ

Dá se říct, že uvnitř každé fylogenetické skupiny se dá najít nějaké skákavé zvíře. Proto je skákání po běhání další z mnoha lokomočních aktivit, které jsou často měřeny v různých performančních testech. Skákání zahrnuje několik různých typů skoků. Za prvé můžeme rozlišit skákání po víceméně rovné ploše, které využívají např. petrikolní druhy jako *Cyrtopodion agamuroides* (Gekkonidae) či *Anolis lucius* (Polychrotinae). Jiný typ používají např. druhy *Iguana iguana* (Iguanidae) nebo *A. vermicularis*, které v nebezpečí unikají skokem dolů např. do vody. Posledním typem je skákání z větve na větev, které využívají arboreální druhy např. anolisové ze skupiny tzv. „twig anoles“.

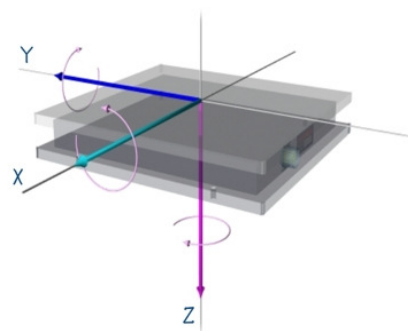
Při zkoumání otázky, zdali by biomechanické modely mohly osvětlit koevoluci morfologie a výkonu v běhání a skákání, využil Losos (1990b) na měření výkonu ve skoku plochou desku, jejíž povrch byl pokrytý tvrdou gumou a která byla ve výšce 28 cm nad podlahou. Zvíře umístili na gumovou plochu a ke skoku z pevného místa ho motivovali klepnutím do ocasu. Test byl opakován dvakrát s hodinovým přerušením, přičemž sledovali maximální horizontální délku skoku. Testováno bylo 15 druhů rodu *Anolis* (Polychrotinae), a to v rozmezí 2 dnů až 3 týdnů po odchytu. Tělesná teplota zvířat při testu byla udržována na optimální hodnotě 30°C. (Shrnutí výsledků viz kap. 2.1.1 graf 2-1, 2-2)

Jinou metodiku testování použili Losos & Irschick (1996) při ověřování hypotézy, zdali únikové chování ještěřů můžeme předpovídat na základě znalostí jejich funkčních schopností. Jako odrazový můstek používali podpěru o různém průměru (0.4, 1.0, 1.6, 2.7 cm), která byla omotána sítí ze skelných vláken (vrstva 1.5 mm) a umístěna na stěně testovací místnosti ve výšce 28 cm. Jedinci byli položeni kolmo na podpěru směrem k úkrytu, který byl umístěn na druhé straně testovací místnosti a mimo doskokovou vzdálenost. K pohybu byli motivováni obvyklým klepnutím na bázi ocasu a měřena byla opět maximální horizontální délka skoku.

Celkem bylo provedeno 12 opakování testu, přičemž každý jedinec absolvoval z každé podpory právě 3 skoky. Během jednoho dne proběhla s nejméně 6 hodinovou přestávkou dvě opakování testu a po 2 dnech testování následovala vždy 1-2 denní pauza. Tyče byly brány v náhodném pořadí jak mezi jednotlivci v rámci 1 opakování,

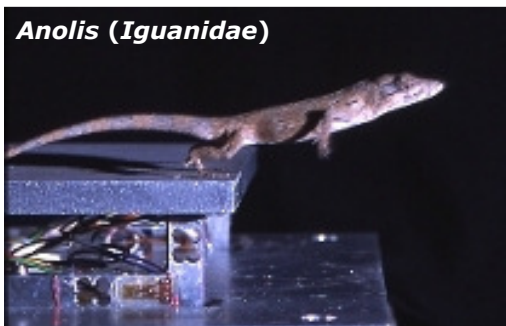
tak mezi jednotlivými dvoudenními sety, přičemž každý jedinec si během dvoudenního testování skočil z každé tyče o různém průměru právě jednou. Testovaní jedinci byli do experimentální místnosti přemístěni večer před testem a místnost byla vytemperovaná na  $28.5 \pm 1.5^\circ\text{C}$ . Testovány byly opět vybrané druhy rodu *Anolis* (Polychrotinae), a to v rozsahu 4 týdnů od chycení. Tato studie byla jedna z prvních, která zkoumala, jak šířka substrátu ovlivňuje schopnosti skákání, avšak vliv substrátu na skákání nebyl na rozdíl od běhání prokázán. (Srovnání výsledků viz kap. 4.1.1)

Toro et al. (2004) použil ve své studii další zajímavou techniku měření skoku tzv. „force plate“, přičemž tato metoda byla zprvu vyvinuta pro testování skoku obojživelníků (Wilson et al., 2000). Force plate je jakási deska podložená senzory, které zaznamenávají 3 základní směry síly, kterou jedinec působí během skoku na desku (obr. 2-1). Jedince položili na desku směrem k cíli, tj. větvi, která byla umístěna horizontálně v úrovni desky a která byla mimo doskokovou vzdálenost.



Obr. 2-1 Tři základní směry síly, kterou působí jedinec při odrazu.

Zvíře bylo motivováno krátkým tlesknutím rukama nebo lehkým klepnutím do ocasu. Test byl opakován celkem pětkrát, a to vždy s nejméně jednodenní přestávkou. Během jednoho kola nechali každé zvíře skákat opakovaně, a to až do vyčerpání, přičemž si vždy zaznamenali 3 nejdelší skoky, z nichž po všech 5 kolech vybrali ten nejdelší, tj. maximální vzdálenost skoku. Testování byli jedinci rodu *Anolis* (Polychrotinae), kteří byli před testem adaptováni na optimální teplotu  $32^\circ\text{C}$ .



[http://www.bio.umass.edu/biology/irschick/dynamics\\_jumping.htm](http://www.bio.umass.edu/biology/irschick/dynamics_jumping.htm)

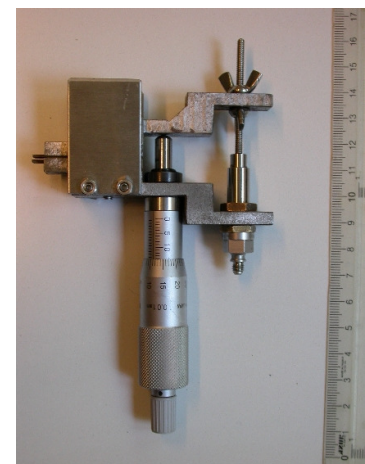
Toro et al. hledali pomocí měření performance odpověď hned na několik otázek. Za prvé, v jakém úhlu anolisové skáčou, tj. odráží se od podkladu, a jak skutečná naměřená velikost úhlu odpovídá té teoreticky vypočítané? Za druhé, jak tvar těla ovlivňuje schopnost skákání? A za třetí, zdali se jednotlivé ekomorfotypy rodu *Anolis* liší v biomechanice skoku?

Na maximální délce skoku se podílejí 2 performanční proměnné: úhel odrazu a rychlost. Z analýzy měření plyne, že anolisové skáčou průměrně pod úhlem 36°, což je významná změna oproti predikované velikosti úhlu 39°-42°. Nicméně se ukázalo, že se zmenšením úhlu došlo jen k malému zkrácení délky skoku, ale přitom k značnému zkrácení letové fáze a snížení výšky skoku. Z hlediska vlivu morfologie na rychlost skákání se po mnohonásobné regresi ukázaly významné jen 2 faktory, a to délka zadní končetiny a maximální zrychlení (síla generovaná svalstvem). Oba faktory jednotlivě korelují s rychlostí skoku, avšak vzájemně jsou nezávislé, což naznačuje existenci 2 nezávislých strategií zvyšování rychlosti. Výhodné je mít nohy buď dlouhé, nebo svalnaté, tj. silnější nohy působí větší sílu a tedy i zrychlení, nebo obojí. Ekomorfotypy se však z hlediska biomechaniky skoku významně neliší.

Pro měření performance skoku se používá několik metod, ovšem porovnáme-li jednotlivé techniky měření, všechny mají v zásadě jedno společné. Všechny měří skok z místa z nějaké podpěry na zem, přičemž zvířata jsou motivována ke skoku na jinou podpěru (např. větev, úkryt), která je umístěna na dohled, avšak mimo jejich doskokovou vzdálenost. Jako odrazový můstek jsou využívány různé podpěry: deska s gumovým povrchem (Losos, 1990a), tyč obalená sítí ze skelných vláken (Losos & Irschick, 1996) nebo v poslední době nejčastěji užívaný „force plate“ (Toto et al., 2004; Irschick et al., 2005; Vanhooydonck et al., 2006). A proč byla většina studií prováděná na anolisech? Anolisové se mezi sebou výrazně liší relativní velikostí zadních končetin (Losos, 1990a), proto jsou výborným modelovým systémem pro studium skoku.

## 2.3 OSTATNÍ

Kousání, nebo lépe řečeno síla stisku, je dalším z mnoha faktorů, které ovlivňují přežití jedince. Tato performance je důležitá zejména pro uchvácení živé kořisti, či při samčích dominantních soubojích. Síla kousnutí vychází z morfologie zvířete. Bylo dokázáno, že samci se širší hlavou, mají větší sílu a lepší sociální postavení (Herrel et al., 2001;



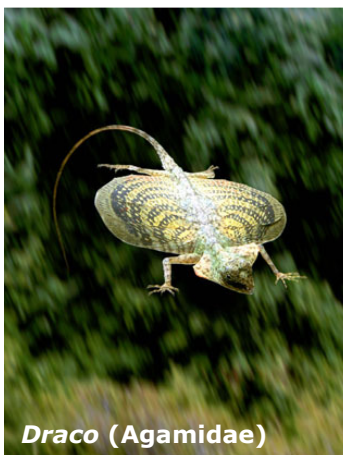
<http://webh01.ua.ac.be/funmorph/bite%20force%20transducers.html>

Herrel et al., 2006). Stejně tak se ukázaly rozdíly mezi pohlavími. Např. samci rodu *Crotaphytus antiquus* (Crotaphytinae) mají větší rozměry hlavy a více jak dvakrát větší sílu kousnutí než samice (Husak et al., 2006). Pro měření kousnutí se obecně používá tzv. „izometric force transducer“. Jedná se o standardní přístroj vyráběný švýcarskou firmou Kistler, který je v různých modifikacích používán většinou badatelských týmů (Herrel et al., 2002; Erickson et al., 2004; Vanhooydonck et al., 2005). Dominantní postavení samců a souvislost mezi morfologií čelistí a silou stisku byla prokázána u několika druhů ještěřů čeledi Xenosauridae a podčeledi Polychrotinae, ale i u aligátorů (Erickson et al., 2003) či želv (Verwaijen et al., 2002).



*Crotaphytus* (Crotaphytinae)

Kromě běhu, skoku a kousání byly měřeny i další výkony, specifické ekologickým nárokům určitých druhů. Pro arboreální druhy bývá často podstatné



*Draco* (Agamidae)

plachtění „gliding“ (např. *Draco*, McGuire & Dudley, 2005; Oliver, 1951) nebo šplhání „climbing“ (Vanhooydonck et al., 2005); pro petrikolní druhy obývající kolmé skály a hladké povrchy je zase důležitou performancí přilnutí „clinging“ (Elstrott & Irschick, 2004; Irschick et al., 2005). Pro řadu druhů plazů obývajících sezonně zaplavované biotopy může být důležitou performancí i plavání „swimming“, např. juvenilní *Lacerta vivipara* ve Švédsku (Olsson et al., 2002).

## 2.4 TESTOVANÉ BEHAVIORÁLNĚ-EKOLOGICKÉ HYPOTÉZY ZA VYUŽITÍ PERFORMANCE

Existují dvě vysvětlení, proč vědci využívají při zkoumání lokomočních aktivit zvířete přímé měření performance raději než izolované morfologické nebo fyziologické znaky. Za prvé, lokomoční performance má značný podíl na úspěch zvířete v mnoha



aktivitách, které ovlivňují fitness v přírodě. Takovými aktivitami je např. vyhledávání a chytání kořisti, epigamní chování samců či útěk před predátorem (Garland & Losos, 1994). Druhým důvodem je, že selekce často více působí přímo na výkon celého organismu, na tzv. „whole-animal performance abilities“ (běh, vytrvalost, skákání, kousání), než na přizpůsobení jednotlivých dílčích morfologických a fyziologických vlastností (Garland, 1994). Je jen několik málo příkladů, kdy je výsledný selektovaný výkon např. schopnost doskočit daleko jasně svázán s jednotlivým morfologickým znakem např. délkou zadní končetiny. Často výkon souvisí i s velikostí těla (Losos, 1990b).

Další úrovní je zkoumání vztahu mezi výkonem zvířete v určitém testu a jeho ekologickými nároky. V experimentálně kontrolovaných podmínkách se většinou mění jednotlivé vnější faktory prostředí (teplota a různé typy povrchů) a zjištěné rozdíly jsou pak interpretovány vzhledem k přirozenému způsobu života zkoumaných druhů (arborealita, pozemní a saxikolní způsob života). Jde o to, zda se podmínky, na které je zvíře adaptováno, přímo odráží v lepším nebo horším výkonu v příslušném performančním testu. Měřením tedy dostáváme jakousi číselnou hodnotu, která nám charakterizuje výkon zvířete za určitých podmínek. Změníme-li tyto podmínky, tak se právě prostřednictvím změny performance můžeme hned dovědět, jaký mají dané faktory vliv. Výhodou standardizovaného měření performance je tedy opakovatelnost a jistá míra srovnatelnosti, jež umožňují zkoumat vliv různých ekologických podmínek, které se skrz výkon promítají do fitness. Kromě vlivů externích je pro výkon a následnou fitness zvířete často rozhodující také fáze života, v níž se nachází, tj. stupeň vývoje (Garland, 1985; Irschick, 2000), nasycenost (Shine, 2003), reprodukce (Shine, 2003) a hormonální vyladění (Losos, 1990b).

Tato obecná tvrzení a jejich specifika dále rozeberu vzhledem k jednotlivým testům, neboť pro běhání, tj. maximální rychlost a vytrvalost, skákání a kousání existuje několikero různých metodik testování (viz 2.1 – 2.3), přičemž většina testů se soustředí zejména na objasnění vztahu morfologie a performance a pokouší se o interpretaci vzhledem k ekologickým rozdílům.

### 2.4.1 MAXIMÁLNÍ RYCHLOST

Mnohé studie (Losos & Sinervo, 1989; Losos & Irschick, 1996) ukázaly, že vztah mezi maximální rychlostí a velikostí průměru podpory je u anolisů funkcí délky zadní končetiny. Na širších površích jsou při srovnatelné SVL „dlouhonoží“ jedinci rychlejší než „krátkonoží“, avšak na úzkých površích se jejich rychlosti vyrovnávají. Tento pozitivní vztah mezi rychlostí a relativní délkou zadních končetin byl zaznamenán nejen u rodu *Anolis* (Polychrotinae), ale také u dalších podčeledí Phrynosomatinae, Crotaphytinae a čeledi Teiidae (Sinervo & Losos, 1991; Miles, 1994a; Bauwens et al., 1995; Bonine & Garland, 1999).

Rovněž další studie (Losos, 1990b; Irschick & Losos, 1999) potvrzují vztah mezi habitatem, morfologií a rychlostí, avšak dodávají, že struktura habitatu ovlivňuje i chování. Druhy anolisů, jejichž maximální rychlost klesá se zmenšujícím se průměrem větve, se více vyhýbají substrátům, kde mají menší performanci, než druhy, na něž změna průměru nemá takový vliv. Rozdíly v preferenci různých habitatů vychází však také z behaviorální ekologie jedince. Způsob, jakým druhy využívají své přirozené prostředí, je tedy ovlivněn mnoha faktory chování i fyziologie, jako je způsob shánění potravy, teritorialita, velikost populace a částečně i způsob úniku před nepřítelem (Losos & Irschick, 1996; Irschick & Losos, 1998).

Goodman (2007), který zkoumal performanci v běhu u rodu *Carlia* (Scincidae) potvrdil, že dlouhé nohy, plošší tělo, lepší výkon v běhu a ve šplhu druhu *C. scirtetis* jsou poplatné lokalitě jeho výskytu. Všechny znaky jsou typické pro populaci žijící v otevřeném habitatu s nízkou vegetací a velkými žulovými balvany. Naproti tomu kratší nohy a horší performance druhu *C. mundivensis* podporují jeho výskyt v uzavřených habitatech, které se vyznačují větším množstvím vegetace a listoví a nepravidelným povrchem malých kamenů a skal.



Z hlediska rychlosti a vytrvalosti lze podobný rozptyl habitatů odvodit i u čeledi Lacertidae (Vanhooydonck et al., 2001; Vanhooydonck & Van Damme, 2003). V prostředí husté vegetace se vyskytují jedinci vytrvalejší a pomalejší, neboť vytrvalost

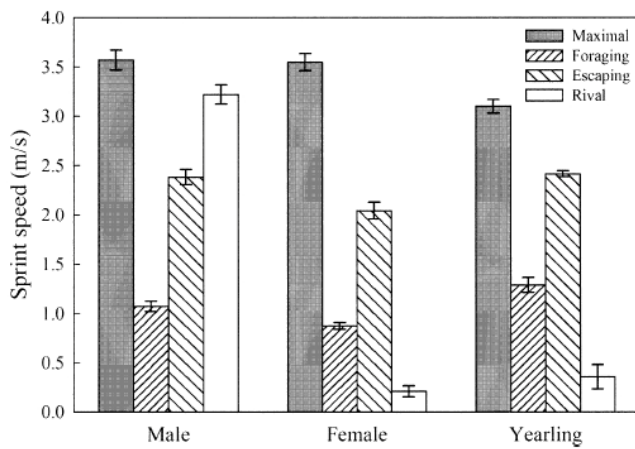
se zdá být pro *Lacertidae* důležitá spíše při lovu a sociálním chování než při útěku před nepřítelem, kdy spoléhají raději na maskování. V otevřených habitatech je pak rychlost na prvním místě, protože pomalí jedinci by podleli selekci. Vytrvalost je však díky dobré viditelnosti tolerována nižší.

S aktivní teplotou souvisí i sezonalita (různý výkon v různé teplotě, v různé fázi sezony), která nebyla vlastně doopravdy testovaná. Řada prací postulují, že sezonalita nemá na performanci během roku vliv. Myslí se tím ovšem, že při standardní teplotě, na kterou je zvíře předežráno, podá vždy standardní výkon, bez ohledu na to, kdy bylo odchyceno. Tím se ale skutečný vliv sezony nedá zjistit. Řada druhů může být adaptována dlouhodobě na výkon v teplotě typické pro danou část roku. I řada pouštních druhů je dlouhodobě aktivní i při relativně nízkých teplotách 15°C (Frynta, pers.com.). Je možné, že řada zvířat dokáže výkon i přes jisté sezónní teplotní změny kompenzovat (vyhřívání, podzemní úkryty apod.) a podává relativně stálý výkon. Je také možné, že výkon souvisí s teplotou natolik úzce, že performance zvířete kolísá v přímé souvislosti se změnami teploty. Práce o performanci simulující kolísání teplot v reálnou část roku však zatím chybí.

Stupeň arboreality vzhledem k rychlosti pohybu (Sinervo & Losos 1991) byl studován u různých populací *Sceloporus occidentalis* (Phrynosomatinae) s odlišným stupněm arboreality. Ukázalo se, že arboreální populace se dokážou pohybovat i na velmi úzkém povrchu rychle a s jistotou a že mají obecně kratší končetiny. Populace běžně se pohybující na širokých površích běhala na úzkých površích relativně pomalu. Tito jedinci z této populace dosahovali daleko vyšší rychlosti na pro ni typickém širším povrchu. Morfologicky byla vyšší rychlost podmíněna větší délkou zadních končetin. Podobné výsledky byly prokázány i pro různé druhy rodu *Anolis* s rozdílným stupněm arboreality (Losos & Sinervo 1989, viz kap 2.1.1).

Při interpretaci výsledků laboratorních testů maximální rychlosti si musíme uvědomit, že v přírodě se většina zvířete pohybuje přes řadu různých habitatů s různou mírou stoupání a podle toho volí vhodnou rychlost (pravděpodobně submaximální), jako bylo ukázáno při měření rychlosti pohybu v přirozeném habitatu u druhu *Uma scoparia* (Phrynosomatinae) (Jayne & Irschick 2000). Víme tedy, že rychlost hraje v životě jedince důležitou roli při chytání kořisti či při úniku před nepřítelem, avšak využívá jedinec v těchto aktivitách rychlost maximální? Studie Husaka a Foxe (2006) u druhu *Crotaphytus collaris* (Crotaphytinae) ukázala, že zvířata v přírodě se většinou

během vyhledávání potravy či dokonce během útěku před predátorem pohybují submaximální rychlostí (graf 2-7).



Graf 2-7 Maximální rychlost na racetracku a ve volné přírodě (Husak & Fox, 2006).

Z enviromentálních faktorů ovlivňuje performanci v běhu (i řadu dalších výkonů) u plazů zejména teplotu. Pro každý druh existuje vhodná teplota, při které je výkon v dané performanci maximální. Aktivní tělesná teplota byla mezidruhově experimentálně stanovována např. u 13 druhů čeledi Lacertidae (*Psammodromus*, *Lacerta*, *Podarcis*, *Acanthodactylus*). Testován byl výkon těchto druhů při 6 různých teplotách v rozpětí od 25° do 40°. Vysokou aktivní tělesnou teplotu, optimální pro běh měl např. druh *Acanthodactylus erythrurus*. Naopak ve většině ostatních druhů stačí pro maximální výkon teplota 35° až 37°. Navíc některé druhy tolerují širší teplotní interval, ve kterém podávají maximální výkon (*Psammodromus algirus* a *Podarcis muralis*). Jiné druhy mají teplotní optimum naopak poměrně úzké (*Podarcis hispanica*) (Bauwens et al., 1995). Metodicky se aktivní teploty těla testovaného zvířete dosahuje různým způsobem, většinou hodinovým pobytem v inkubátoru. Také místnost bývá vytemperována na žádanou teplotu (lampa, vlasový vysoušeč (Garland, 1994)). Některá měření ukázala, že optimum teploty, ve kterém je podáván maximální výkon, může být ekologicky nerealistické. Některé druhy jsou typicky aktivní v nižších teplotách, než je jejich optimum (Autumn, 1994; Garland, 1994). Navíc nižší aktivitou při nižších teplotách řada druhů reaguje na potřebu snížit energetické náklady (Autumn, 1997).

Vedle všech výše jmenovaných činitelů mohou ovlivňovat rychlost běhu i další ekologické a behaviorální faktory. Druhy s denní aktivitou, saxikolní, žijící ve středomoří nebo v jiných oblastech se sušším klimatem jsou rychlejší než druhy noční, obývající jiné substráty a lokality (Van Damme & Vanhooydonck, 2001; Irschick, 2000).

Dalším ne úplně jasně vysvětleným faktorem, který má vliv na pohybovou performanci, je délka pobytu v zajetí. Při srovnání maximálních rychlostí se ukázalo, že dlouhodobě držená zvířata byla o 12% pomalejší než nově odchycená. Stejný pokles performance byl zaznamenán i u gravidních samic (Garland, 1985; Shine, 2003). Můžeme hypotetizovat o různých příčinách tohoto jevu. Zvířata mají v zajetí relativně nadhodnocený přísun potravy a omezenou možnost pohybu. Lze uvažovat i o poklesu ostražitosti za nepřítomnosti predátorů. Možná jde i o to, že chycena jsou vždy spíše zvířata s nižší kondicí, tj. již parazitovaná nebo nemocná, a jejich stav se s postupujícím onemocněním zhoršuje.

Jedním z morfologických znaků, který ovlivňuje lokomoci plazů je délka či pouhá přítomnost ocasu. Ať už ocas slouží jako protizávaží, především u forem pohybujících se při vyšších rychlostech pouze po zadních končetinách, tak také jako „návnada“ pro predátora při obranném chování u těch rodů, kteří využívají v únikové strategii tzv. autotomii, tedy odhození části těla, ocasu u plazů. Autotomie představuje pro jedince velký přínos z hlediska okamžitého přežití při střetu s predátorem, avšak pozdější náklady mohou vážně ovlivnit individuální fitness (Chaple & Swain, 2002). Jedinci bez ocasu se stávají více zranitelní, může se zhoršit jejich sociální postavení a reprodukční úspěch a díky ztrátě tukových zásob může být ohroženo samotné přežití jedince (Brown et al., 1995).

Dále se ztráta ocasu může promítnout do lokomoční performance, většinou do rychlosti běhu. U mnohých plazů jako *Psammodromus algirus* (Lacertidae) či *Lampropholis guichenoti* (Scincidae) se následkem autotomie snižuje maximální rychlost pohybu (Martin & Avery, 1998; Shine, 2003), jiní jako *Cordylus melanotus melanotus* (Cordylidae) běhají bez ocasu i s ním stejně rychle (McConnachie & Whiting, 2003) a u některých jako *Podarcis muralis* (Lacertidae) se rychlost běhu po autotomii dokonce zvyšuje (Brown et al., 1995). Takový rozptyl výkonů po ztrátě performance se mi zdá podezřelý, nicméně autoři nabízí několik vysvětlení. Zlepšení performance může být např. způsobeno tím, že jedinec preferuje v lokomoci více

šplhání, které pak podléhá negativnímu vlivu namísto běhu (Brown et al., 1995). Jiný důvod by mohl být, že ocas v pohybu některých zvířat ztratil svou roli a působí spíše jako zátěž, bez níž můžou běžet rychleji (Daniels, 1983). Já bych viděla jako možný důvod i stres. U každého zvířete vyvolá autotomie jinou stresovou odezvu, která se může projevit na změně performance. Nicméně studie (Chaple & Swain, 2002) ukázala, že ztráta ocasu u *Niveoscincus metellicus* (Scincidae) ovlivňuje lokomoci jen přechodně, a to po dobu regenerace ocasu.

Řada druhů, kteří jsou považováni za rychlé běžce, např. *Basiliscus plumifrons* (Iguanidae) (Hsieh & Lauder, 2004), rod *Laudakia* (Agamidae) či druh *Dipsosaurus dorsalis* a *Calysaurus draconoides* (Iguanidae) (Irschick & Jayne, 1999) přechází při maximální rychlosti do bipedního způsobu pohybu, který je výhodný na rovných površích dovolujících dlouhé kroky, nebo často přechází ve skok.



## 2.4.2 VYTRVALOST

Vytrvalostní skupina plazů jsou zejména aktivní lovci, kteří musí projít velké množství území, aby se uživili. V zásadě je lze rozdělit na 2 skupiny, aktivní a pasivní lovce. První skupinu tvoří většina ještěrek z čeledi Lacertidae (výjimku tvoří pasivní lovci jako *Eremias arguta*, *Lacerta viridis*, většina druhů z rodu *Gallotia*). Mezi vytrvalostní rody můžeme řadit rod *Mesalina*, *Eremias*, *Acanthodactylus* či *Holaspis*, kteří obývají pouštní a suché oblasti. V takovýchto biotopech je hustota potravy nízká a přehlednost terénu vysoká, takže se putovat za potravou vyplatí. Mezi extrémní vytrvalce patří i čeledi Gymnophthalmidae a Teiidae. Většina druhů uzpůsobených na velkou vytrvalost dosahuje nižších maximálních rychlostí. Další skupinou s extrémní vytrvalostí jsou varani (Pianka et al., 2004). Velcí varani jsou typičtí predátoři, kteří při vyhledávání potravy musí procházet velká území.

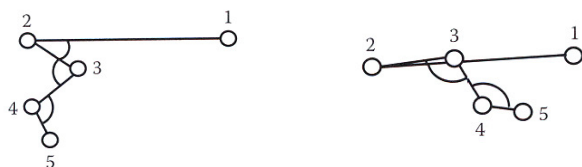
Druhou skupinu (pasivní lovci) s velkou vytrvalostí lze nalézt ještě u dalších čeledí Gerrhosauridae a Cordylidae, což jsou robustní zvířata většinou pasivní,

adaptovaná na minimální pohyb, ale schopná dobrých vytrvalostních výkonů. Velké vzdálenosti při lovu překonávají v noci i zástupci čeledi Eublepharidae a podčeledi Teratoscincinae. Také Galand (1999) zkoumal maximální vzdálenost, kterou jsou různé druhy schopné ujít, a zjistil, že velká pohybová endurance se vyskytuje napříč různými fylogenetickými druhy.

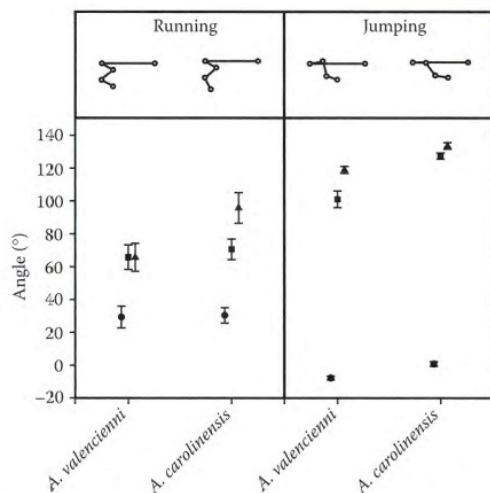
### 2.4.3 SKÁKÁNÍ

Skákání můžeme popsat několika biomechanickými proměnnými, jako je např. maximální horizontální vzdálenost skoku, délka letu, maximální výška skoku, maximální zrychlení a síla, přičemž výkon ve skákání je komplexní projev těchto proměnných. Několik prací hodnotilo pouze dílčí performanci v délce skoku délka (Losos, 1990a; Losos & Irschick, 1996), síla (Vanhooydonck et al., 2006), některé se zaměřily na vícero proměnných (Toro et al., 2004; Irschick et al. 2005).

Pro skákání je důležitá nejenom stavba končetin, ale také úhel postavení zadní končetiny vzhledem k ose těla a úhel, který svírá femur s tibií (obr. 2-2). Při běhu se úhel mezi femurem a tibií pohybuje u druhů *A. valencienni* a *A. carolinensis* okolo 70°, zatímco při skoku dokáží oba druhy zvětšit tento úhel až na 120°-130° (obr. 2-3) (Vanhooydonck et al., 2006). Dále je pro skákání, tedy pro maximální rychlost skoku, která se následně odráží v délce skoku, důležitá také svalová výbava, která odpovídá za výsledné zrychlení při odrazu (Toro et al., 2004; James et al., 2007).



Obr. 2-2 Laterální pohled na jedince při běhu (vlevo) a skoku (vpravo). Jednotlivá čísla označují anatomické body těla: 1-rameno, 2-pánev, 3-koleno, 4-kotník, 5-báze prstů, přičemž 1-2 znázorňuje osu těla a 2-5 končetinu. (Vanhooydonck et al., 2006)



Obr. 2-3 Mezi druhové rozdíly v úhlech s vrcholem v kyčelním kloubu (●), kolenním kloubu (■) a kotníku (▲) při běhu (vlevo) a skoku (vpravo). (Vanhooydonck et al., 2006)

### 3 DISKUZE: VZTAH MĚŘENÍ PERFORMANCE A FITNESS

Jak už jsem se zmínila jinde, je přežití jedince a přenos jeho genů do další generace (fitness) vždy výsledkem určitých rozhodnutí tzv. „trade offs“. Na individuální úrovni, kdy se samo zvíře rozhoduje do čeho, kdy a za jakých podmínek bude během života investovat, řeší zejména samičky. Nejčastějším problémem je, zda investovat aktuálně do rozmnožování, či do vlastní kondice (vytváření energetických zásob, růst apod.). Investice do potomstva bývá u mnoha druhů plazů často obrovská. Kupříkladu samičky gekončíka nočního (*Eublepharus macularius*) investují běžně do jedné snůšky až 20% vlastní hmotnosti a dokáží běžně vyprodukovat 3-4 snůšky za sezónu (Laskova et al., 2008, poster presentation). A právě investice samice do snůšky (měřeno jako hmotnost žloutku) ovlivňuje u ještěrek živorodých (*Lacerta vivipara*) prokazatelně výkon v performančním testu, a tedy nepřímo i jejich budoucí přežívání (Olsson et al., 2002). Živorodé samice druhu *Niveoscincus ocellatus* mohou vývoj a vyšší zdatnost potomstva zajišťovat už prodloužením délky slunění (Wapstra, 2000). Delší pobyt na otevřených prosluněných plochách však pro samice představuje daleko vyšší riziko predace.



Lze uvažovat o tom, že gravidita (přímo pozitivně korelovaná s fitness samice) sama o sobě má u druhu *Uta stansburiana* velmi negativní vliv na lokomoční performanci (vytrvalost, maximální rychlost) v reprodukční sezoně i po ní (např. druhu *Uta stansburiana* (Miles et al., 2000). Řada dalších studií prokázala pozitivní vztah mezi performancí (běh, maximální rychlost) a přežíváním jedinců (Jayne & Bennett, 1990; Le Galliard et al., 2004; Miles, 2004). Tedy samice, které aktuálně zvyšují svou fitness (gravidita) podstupují na druhé straně riziko nižší performance a snižují tak svoje šance na přežití do další sezony (Miles et al., 2000). Gravidní samice mají také prokazatelně nižší maximální rychlost (Garland, 1985; Shine, 2003), což může být penalizováno jak při vyhledávání potravy, tak i při úniku před predátorem. Jak tedy tuto zjevnou nevýhodu v pohybové performanci kompenzují samice v přírodě? Ukázalo se, že samice druhu *Crotaphytus collaris* mění během gravidity svoje chování. Gravidní samice měly prokazatelně nižší útěkovou vzdálenost než samice, které se nemnoží. Tím sice šetřily potencionálně energií, na druhou stranu se však vystavovaly mnohem většímu riziku predace. Toto zdánlivé riziko pak redukovaly tím, že zůstávaly většinu času poblíž úkrytů (Husak, 2006b). Na druhou stranu, lokomoční aktivitu a výkon v performančních testech může kromě gravidity srovnatelně nepříznivě ovlivnit i řada jiných událostí např. ztráta ocasu, pokles teploty, nebo trávení většího kusu potravy. Gravidita tak pro samici nepředstavuje větší zátěž než tyto běžně se vyskytující události, se kterými se musí zvíře během života vyrovnávat (Shine, 2003b).

Kromě individuálních „trade offs “ existují i optimalizace mezi různými druhy performancí modulované selekcí. Selektce často působí na dvě performanční dovednosti (maximální rychlost vs. stabilita na úzkém povrchu), které jsou pro zvíře obě stejně významné a z hlediska vzniku specifických adaptací náročné. Zadní končetina u řady druhů sice zvyšuje maximální rychlost, ale zároveň pak narušuje stabilitu. Tyto protichůdné požadavky pak musí být kompenzovány další adaptací, tj. posazením končetin pod tělo (druhy s kratšími zadními končetinami jsou naopak stabilnější a žádné další přizpůsobení v tomto směru nevyžadují (Losos & Sinervo, 1989).

Pokud mluvíme o performanci, musíme si uvědomit, že kýžené optimum pro daný výkon lze nalézt na úrovni ontogenetické, vnitrodruhové i mezidruhové. Kauzální

vztahy platné mezi performancí a např. velikostí těla však nejsou volně převoditelné (Toro et al., 2003).

## 4 VĚDECKÝ ZÁJEM VĚNOVANÝ PERFORMANCI

Podle v herpetologii uznávaného zdroje pro systematické zařazení plazů „The Tigr Reptile Database“ ([www.reptile-database.org](http://www.reptile-database.org)) existuje v rámci podřádu *Sauria* 20 čeledí a 48 podčeledí. Pokud se podíváme na systematické zařazení druhů, které byly testovány pomocí performančních testů při řešení výše zmíněných hypotéz (viz 2.4), bylo zkoumáno pouze 13 čeledí a 21 podčeledí, tj. asi polovina známých systematických skupin v podřádu *Sauria* (viz tab. 4-1). Přehled testovaných čeledí uvádím v následující tabulce.

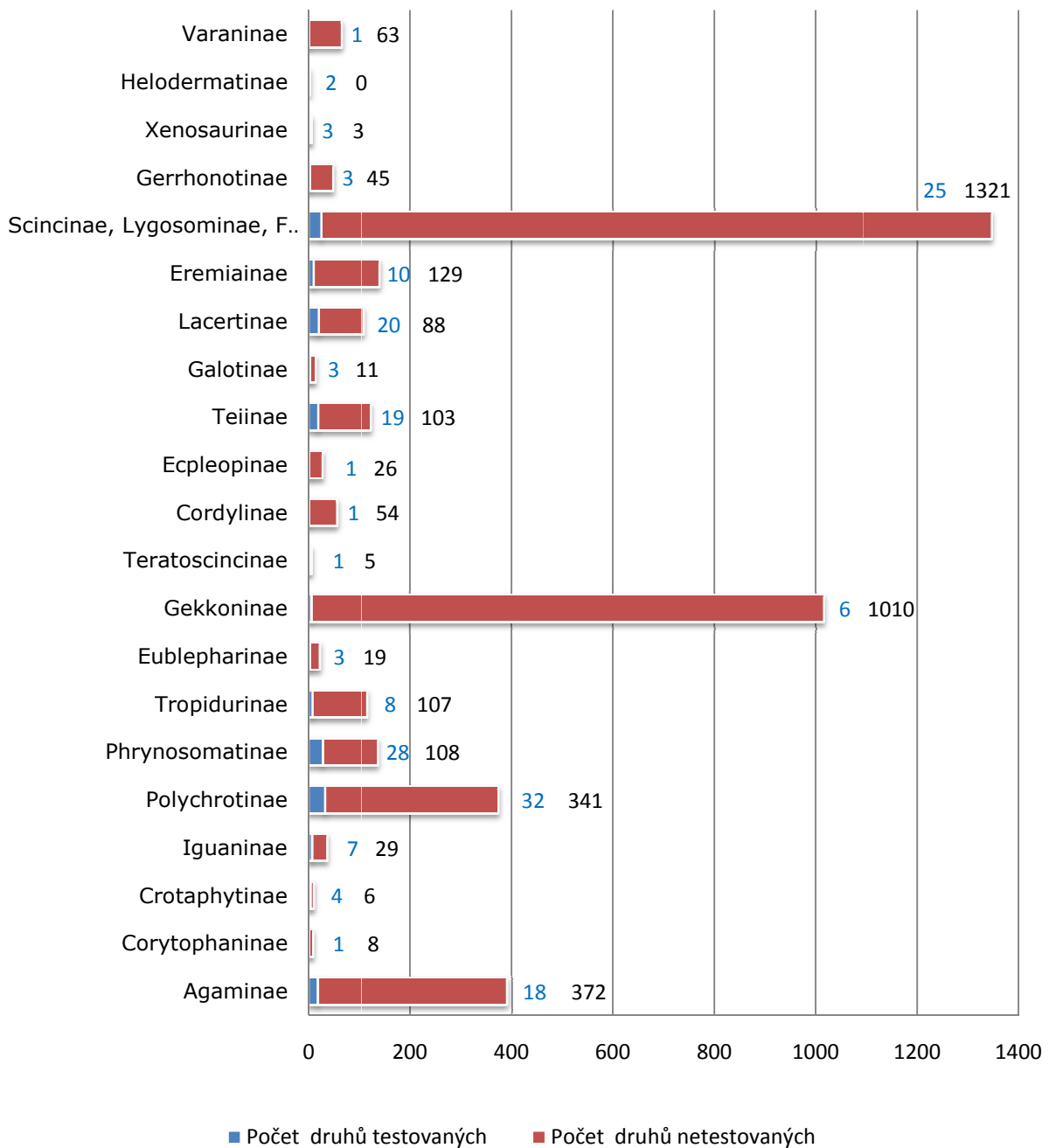
Z hlediska performančních schopností bylo srovnávacím způsobem testováno jen několik podčeledí *Agaminae*, *Polychrotinae*, *Phrynosomatinae*, *Teiinae*, *Lacertinae* a skupina podčeledí *Scincinae*, *Lygosominae*, *Feylinae*. Z přiloženého grafu vyplývá, že z přirozeného druhového bohatství v rámci jednotlivých čeledí jsou údaje o performanci známy jen u nepatrného zlomku druhů. Extrémní je např. skupina podčeledí *Scincinae*, *Lygosominae*, *Feylinae* a podčeleď *Gekkoninae*, málo se toho ví i u podčeledí *Polychrotinae* a *Agaminae* (graf 4-1). Přitom lze předpokládat, že se každý druh během selekce přizpůsobil specifickým ekologickým podmínkám. Tudíž o celkovém selekčním tlaku, který působí na performanci, byť i u jediné čeledi, jsou naše znalosti zcela zlomkovité.

Většina článků o performanci se zabývá vztahem mezi morfologií a performancí, je však jen podstatně méně článků, které zkoumají vztah mezi performancí a tím, jak přispívá k lepšímu přežívání v určitém ekologickém prostředí (Wabstra, 2000; Irschick, 2003; Miles 2004; Irschick et al., 2005a; Husak, 2006a,c) či jak přímo zvyšuje fitness nositele (Robson & Miles, 2000; Husak, 2006b; Husak et al., 2006; Husak & Fox, 2008). Navíc selekce nemusí působit na performanci jednoho druhu, ale ovlivňuje všechny druhy v daném společenstvu, ovšem takových studií je ještě méně, jak upozornil Irschick et al. (2007).

Tab. 4-2 Přehled počtu testovaných čeledí

<b>Čeďed'</b>	<b>Podčeed'</b>	<b>Počed testovaných druhů</b>
Agamidae	Agaminae	18
Iguanidae	Corytophaninae	1
Iguanidae	Crotaphytinae	4
Iguanidae	Iguaninae	7
Iguanidae	Polychrotinae	32
Iguanidae	Phrynosomatinae	28
Tropiduridae	Tropidurinae	8
Gekkonidae	Eublepharinae	3
Gekkonidae	Gekkoninae	6
Gekkonidae	Teratoscincinae	1
Cordylidae	Cordylinae	1
Gymnophthalmidae	Ecpleopinae	1
Teiidae	Teiinae	19
Lacertidae	Galotinae	3
Lacertidae	Lacertinae	20
Lacertidae	Eremiainae	10
Scincidae	Scincinae, Lygosominae, Feylinae	25
Anguidae	Gerrhonotinae	3
Xenosauridae	Xenosaurinae	3
Helodermatidae	Helodermatinae	2
Varanidae	Varaninae	1

Graf 4-1 Poměr druhů testovaných vs. netestované.



## 5 NÁVRH TESTŮ

Jak už bylo řečeno na začátku, praktickým výstupem této práce by mělo být navržení série performančních testů pro gekončíka nočního (*Eublepharis macularius*; Eublepharidae). Gekončík noční patří mezi menší ještěry kolem 25 cm. V přírodě obývá polopouštní kamenité biotopy. Jeho rozšíření je v jižním Afgánistánu, Pákistánu a severozápadní Indii (Khan, 2003). Je to hmyzožravec se soumravní a noční aktivitou. Den tráví skrytě ve skalních štěrbinách a opuštěných norách. Má teplotně určené pohlaví (TSD) a samice snáší invariantní snůšku (Seufer et al, 2005). *Eublepharus macularius* patří spíše mezi pasivní lovce, kteří jsou adaptovaní na pohyb v extrémních podmínkách (zavalitější postava, menší metabolické nároky). Jsou schopní běhat za suboptimálních teplotních podmínek, kdy jejich maximální rychlost není vysoká, avšak jsou vytrvalí.



lokalita Doura Europos, Sýrie  
*E. angramayniu*  
foto Eva Landová

### 5.1.1 ENDURANCE

Vzhledem k jejich ekologii bych chtěla změřit především jejich vytrvalost, která je důležitá především při chytání potravy, která je v polopouštních habitatech řídko distribuovaná. K měření endurance bych chtěla použít standardní metodiku (viz Garland, 1994), tj. treadmill s gumovým povrchem, který se pohybuje rychlostí 1 kmh<sup>-1</sup>, která byla použita u různých plazích čeledí: Agamidae, Iguanidae, Gekkonidae, Scincidae, Teiidae, Lacertidae, Anguidae, Varanidae a Holodermatidae. Předpokládáme, že jedinci s maximální endurancí jsou zdatnější a v populaci jsou schopni sehnat větší množství potravy a následně více investovat do rozmnožování.

### 5.1.2 MAXIMÁLNÍ RYCHLOST



V přírodě se gekončík může setkat s predátorem v různých habitatech např. na otevřené stepi, v polopouštních habitatech nebo v blízkosti skalních úkrytů. Ve všech typech habitatů je maximální rychlost důležitá v první fázi úniku před predátorem, jako je např. *Prionailurus bengalensis* (Felidae), *Vulpes bengalensis* (Canidae), *Promyka ichneumon* (Herpestidae) a různými hady (Coluber, Spalerosophis aj.). Proto by bylo zajímavé

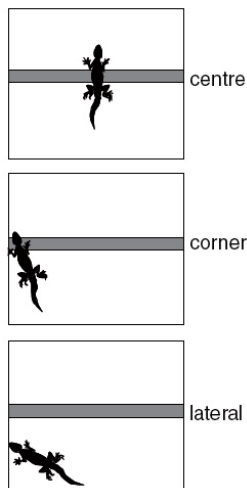
zjistit, v kterém biotopu je gekončík před nepřítelem favorizovaný a ve kterém je naopak v nevýhodě. Pro tento test by byl vhodný racetrack (viz Garland, 1985), kde bychom mohli simulovat různé biotopy změnou povrchu dráhy. Navrhuji použít standartní povrch (guma) pro srovnání s již publikovanými studiemi, poté modifikovat povrch pískem podobně jako v práci (Miles, 1994a) pro simulaci pouštního habitatu. Pro vytvoření povrchu podobnému skalnaté polopoušti, bych navrhovala použít povrch z větších oblázků. Performanci na skalnatém povrchu bych testovala pomocí jiných performančních testů jako přilnutí k povrchu „clinging“ a modifikaci performančních testů skákání (Kohlsdorf & Navas, 2007).



### 5.1.3 PŘEKONÁVÁNÍ PŘEKÁŽEK

Ačkoliv byla performance ve skákání předmětem studia především u arboreálních druhů podčeledi Polychrotinae (např. Losos, 1990b; Toro et al, 2004). V poslední době se objevila práce, která poukazuje na význam skákání i u druhů (Tropidurinae) žijících pozemním způsobem života, a to buď ve skalnatých, nebo pouštních habitatech, řidčeji v savanách, podobně jako zástupci čeledi Eublepharidae. Pro pozemní druhy musí být důležité překonávání různě vysokých překážek. Ukázalo se, že druhy žijící ve skalním prostředí skáčou častěji výš, přičemž skok je vertikální,

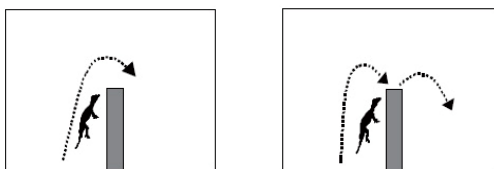
než druhy pouštní (Kohlsdorf & Navas, 2006). Pro testování performance skákání u pozemních Tropicurinae použili Kohlsdorf & Navas test, kdy zvíře překonává různým způsobem překážku v aréně o velikosti (165d x 50š x 85v cm) (Kohlsdorf et al., 2004). Překážka byla postupně zvyšována (15, 20, 25, 30, 35 cm). Zvíře nebylo motivováno k překonání překážky vůbec, nebo jen lehkým klepnutím do ocasu. Zvíře



překonávalo překážku různým způsobem, a to uprostřed, v rohu, nebo se k ní stavělo laterálně (obr 5-1). Tento test je dobrou simulací situace v přírodě i pro *E. macularius*, který musí také překonávat ve svém biotopu nejrozličnější bariéry. Pro testování navrhuji modifikovat arénu vzhledem k velikosti gekončika (60d x 45š x 45v cm). Výšku překážky bych odstupňovala na škále 5,10,15,20,25 cm). Záleží ovšem také na zvoleném materiálu přepážky, protože gekončici mají jistou schopnost přilnavosti k hrubším povrchům (viz 5.1.4).

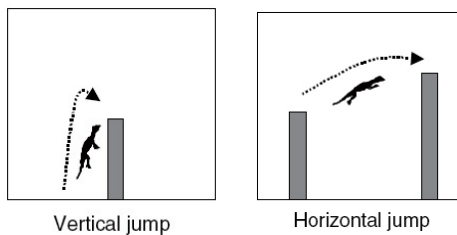
Obr. 5-1 Směr překonávání překážky (Kohlsdorf & Navas, 2006).

Zajímavý je také způsob překonávání překážky. Kohlsdorf & Navas zjistili, že petrikolní druhy rodu *Tropidurus* překonávají překážku nejčastěji jednorázovým skokem, zatímco pouštní druhy téhož rodu překonávají překážku nadvakrát, tj. vyskočí na překážku a z ní potom dolů (obr. 5-2). Pokud jsou tedy gekončici noční adaptováni na petrikolní prostředí, měli by bariéru překonávat jednorázovým skokem. Pokud ovšem nejsou úzce specializováni na skalní prostředí, měli by stejnou nebo vyšší překážku překonávat pomocí přerušovaného skoku podobně jako pouštní druhy rodu *Tropidurus*.



Obr. 5-2 Způsob překonávání překážky (Kohlsdorf & Navas, 2006).

U podčeledi Tropidurinae se petrikolní a pouštní druhy lišily v performanci skoku ještě v jednom ohledu. Zatímco petrikolní druhy skákaly spíše vertikální, pouštní druhy preferují více skok horizontální. Pro skalní druhy jsou totiž vertikální skoky otázkou přežití, zatímco skoky horizontální využívají k zrychlení úniku před predátorem. Co se týče *E. macularius*, předpokládáme, že přirozenější pro jeho ekologii je horizontální skok mezi 2 vzdálenějšími body. Pro testy performance u jednotlivých druhů (poddruhů) *E. macularius* a *E. fuscus* by však bylo dobré provést oba typy testů.



Obr. 5-3 Vertikální skok u petrikolních druhů a horizontální skok u pouštních druhů rodu *Tropidurus* (Kohlsdorf & Navas, 2006).

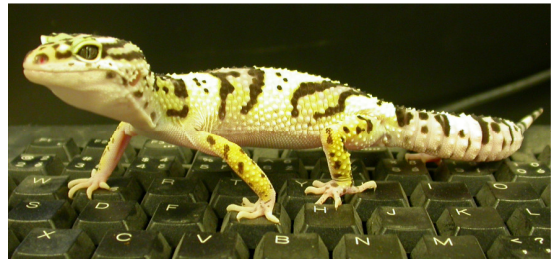
#### 5.1.4 PŘILNUTÍ K POVRCHU

Přilnavost k povrchu u plazů je u dobře adaptovaných druhů morfologicky podmíněná rozšířenými ploškami na prstech nebo pod prsty, které obsahují mikroskopická vlákna zvyšující adhezi k povrchu. V evoluci se vyvinula celkem třikrát, u gekonů, scinků a anolisů, a umožňuje jim lézt po kluzkých listech (Irschick et al., 1996; Zani, 2000; Elstrott & Irschick, 2004). Zkoumán byl vztah mezi velikostí těla, velikostí přilnavé plošky, schopnosti šplhání a obvyklou výškou habitatu. Performance v přilnutí u anolisů koreluje pozitivně s velikostí přilnavých plošek, tj. jedinci, kteří mají větší přilnavé plošky, žijí ve větších výškách (Elstrott & Irschick, 2004). Rozdíly v přilnutí jsou i v rámci populace *A. carolinensis*, kdy druhy pohybující se více po listech mají větší schopnost přilnavosti, kratší předloktí a jsou štíhlejší (Irschick et al., 2005).

V rámci čeledi Gekkonidae existují druhy, které mají speciální přísavky, jako např. *Gekko gecko*, rody *Tarentola*, *Ptyodactylus*, *Asaccus*. Kromě nich se po



vertikálních stěnách ovšem bez přísavek pohybuje např. druh *Cyrtopodion caspium*. Za skupiny bez speciálního uzpůsobení pro vertikální pohyb se považují čeleď Eublepharidae a podčeleď Teratoscincinae. Čeleď Eublepharidae tedy nemá speciální přilnavé plošky. Prsty jsou krátké, rovné a cylindrické, přičemž ze spodní strany prstů mají řady lamel (subdigital lamellae). Druhy *E. angramayniu* a *E. fuscus* mají spodní strany prstů hladké, zatímco druh *E. macularius* má na spodní straně prstů malé hrbolky. Druh *E. turmenicus* má na spodní straně prstů horizontálně rozšířené lamely a malé hrbolky (Seufer et al, 2005) (obr....nohy). Druhy *E. angramayniu*, *E. fuscus* a *E. macularius* se liší i délkou prstů na zadní končetině (Jitka Laskova, pers.com.). Rozdílná délka prstů může indikovat rozdílnou schopnost přilnout k povrchu, obejmout větev. Ráda bych otestovala, jak se jednotlivé druhy liší v přilnavosti na nakloněném až vertikálním povrchu. Měření bude čas, po který se zvíře udrží na tomto povrchu. Jeden typ povrchu by měl simulovat skálu (pálená střešní taška), druhý by měl simulovat větev (úzká bambusová tyč). Rozdíly by mohly poukázat na to, v kterém habitatu se v přírodě gekončiči pohybují s největší jistotou.



Hybrid *E. macularius* a *E. angramayniu*  
foto Jitka Lásková



Obr. 5-4 Ventrální pohled na končetinu gekončička. Vlevo *E. angramayniu* s hladkými lamelami, vpravo *E. macularius* s hrbolky. (foto M.Giles)

## 6 PŘÍLOHY

Tab. 4-1 Počet druhů testovaných na performance - odraz vědeckého zájmu

Čeleď	Podčeleď	Počet testovaných druhů - performance
Agamidae	Agaminae	18
Agamidae	Leiolepinae or Leiolepidinae	0
Chamaeleonidae	Brookesiinae	0
Chamaeleonidae	Chamaeleoninae	0
Iguanidae	Corytophaninae	1
Iguanidae	Crotaphytinae	4
Iguanidae	Hoplocercinae	0
Iguanidae	Iguaninae	7
Iguanidae	Oplurinae	0
Iguanidae	Polychrotinae	32
Iguanidae	Leiosaurinae	0
Iguanidae	Phrynosomatinae	28
Iguanidae	Enyaliinae	0
Tropiduridae	Leiocephalinae	0
Tropiduridae	Tropidurinae	8
Iguanidae	Liolaeminae	0
Gekkonidae	Aeluroscalabotinae	0
Gekkonidae	Eublepharinae	3
Gekkonidae	Gekkoninae	6
Gekkonidae	Teratoscincinae	1
Gekkonidae	Diplodactylinae	0
Pygopodinae	Pygopodinae	0
Dibamidae	Dibaminae	0
Cordylidae	Cordylinae	1
Gerrhosauridae	Gerrhosaurinae	0
Gerrhosauridae	Zonosaurinae	0
Gymnophthalmidae	Alopoglossinae	0
Gymnophthalmidae	Cercosaurinae	0
Gymnophthalmidae	Ecpleopinae	1
Gymnophthalmidae	Gymnophthalminae	0
Gymnophthalmidae	Rhachisaurinae	0
Teiidae	Teiinae	19
Lacertidae	Galotinae	3
Lacertidae	Lacertinae	20
Lacertidae	Eremiinae	10
Scincidae	Scincinae, Lygosominae, Feylinae	25
Scincidae	Acontinae	0
Xantusiidae	Cricosaurinae	0
Xantusiidae	Xantusiinae	0

<b>Čeleď</b>	<b>Podčeleď</b>	<b>Počet testovaných druhů - performance</b>
Anguidae	Anguinae	0
Anguidae	Diploglossinae	0
Anguidae	Gerrhonotinae	3
Annielidae	Annielinae	0
Xenosauridae	Xenosaurinae	3
Xenosauridae	Shinisaurinae	0
Helodermatidae	Helodermatinae	2
Lanthanotidae	Lanthanotinae	0
Varanidae	Varaninae	1

Podrobná tabulka jednotlivých druhů, které byly použity pro testování v různých performančních testech, je ve vlastnictví autorky.

K dispozici na [veverka\\_m@centrum.cz](mailto:veverka_m@centrum.cz)

## 7 SEZNAM POUŽITÉ LITERATURY

- Arnold, S. J.** 1983. Morphology, Performance and Fitness. *American Zoologist*, 23, 347-361.
- Autmn, K., Farley, C. T., Emshwyler, M. & Full, R. J.** 1997. Lowcost of Locomotion in the Banded Gecko: a Test of the Nocturnality Hypothesis. *Physiological Zoology*, 70, 660-669.
- Bauwens, D., Garland, T. J. R., Castilla, A. N. & Van Damme, R.** 1995. Evolution of sprint speed in lacertid lizards: morphological physiological and behavioural covariation. *Evolution*, 49, 848-863.
- Bonine, K. E. & Garland, T.** 1999. Sprint performance of phrynosomatid lizards, measured on a high-speed treadmill, correlates with hindlimb length. *Journal of Zoology*, 248, 255-265.
- Brown, R. M., Taylor, D. H. & Gist, D. H.** 1995. Effect of caudal autotomy on locomotor performance of wall lizards (*Podarcis muralis*). *Journal of Herpetology*, 29, 98-105.
- Cullum, A. J.** 1997. Comparisons of physiological performance in sexual and asexual whiptail lizards (genus *Cnemidophorus*): Implications for the role of heterozygosity. *The American Naturalist*, 150, 24 - 47.
- Cullum, A. J.** 1998. Sexual Dimorphism in Physiological Performance of Whiptail Lizards (Genus *Cnemidophorus*). *Physiological Zoology*, 71(5), 541 – 552.
- Daniels, C. B.** 1983  
Running: An escape strategy enhanced by autotomy. *Herpetologica*, 39, 162-165.
- Elstrott, J. & Irschick, D. J.** 2004. Evolutionary correlations among morphology, habitat use and clinging performance in Caribbean Anolis lizards. *Biological Journal of the Linnean Society*, 83, 389-398.
- Erickson, G. M., Lappin, A. K., Parker, T. & Vlied, K. A.** 2004. Comparison of bite-force performance between long-term captive and wild American alligators (*Alligator mississippiensis*). *The Zoological Society of London*, 262, 21-28.
- Erickson, G. M., Lappin, A. K. & Vlied, K. A.** 2003. The ontogeny of bite-force performance in American alligator (*Alligator mississippiensis*). *The Zoological Society of London*, 260, 317-327.
- Felsenstein, J.** 1985. Phylogenies and comparative method. *The American Naturalist*, 125, 1-15.
- Flegr, J.** 2005. Evoluční biologie. *Academia*.
- Garland, T.** 1985. Ontogenetic and individual variation in size, shape and speed in the Australian agamid lizards *Amphibolurus nuchalis*. *Journal of Zoology*, 207, 425-439.
- Garland, T.** 1993. Locomotor performance and activity metabolism of *Cnemidophorus tigris* in relation to natural behaviors. In *Biology of Whiptail Lizards (Genus Cnemidophorus)*. Oklahoma Museum of Natural History, Norman.
- Garland, T. & Losos, J. B.** 1994. Ecological Morphology of Locomotor Performance in Squamate Reptiles. *Ecological morphology: integrative organismal biology.*, 240-302.
- Garland, T. J.** 1999. Laboratory endurance capacity predicts variation in field locomotor behaviour among lizard species. *Animal Behaviour*, 58, 77–83.
- Garland, T. J., Hankins, E. & Huey, R. B.** 1990. Locomotor capacity and social dominance in male lizards. *Functional Ecology*, 4, 243-250.
- Garland, T. J. R.** 1994. Phylogenetic analyses of lizard endurance capacity in relation to body size and body temperature. in *Lizard Ecology: Historical and Experimental Perspectives*. Princeton University Press.
- Goodman, B. A.** 2007. Divergent morphologies, performance, and escape behaviour into tropical rock-using lizards (Reptilia: Scincidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 91, 85-98.
- Herrel, A., De Grauw, E. & Lemos-Espinal, J. A.** 2001. Head Shape and Bite Performance in Xenosaurid Lizards. *JOURNAL OF EXPERIMENTAL ZOOLOGY*, 290, 101–107.
- Herrel, A., Joachim, R., Vanhooydonck, B. & Irschick, D. J.** 2006. Ecological consequences of ontogenetic changes in head shape and bite performance in the Jamaican lizard *Anolis lineatopus*. *Biological Journal of the Linnean Society*, 89, 443–454.
- Herrel, A., O'Reilly, J. C. & Richmond, A. M.** 2002. Evolution of bite performance in turtles. *J. Evol. Biol.*, 15, 1083–1094.
- Hsieh, S. T. & Lauder, G. V.** 2004. Running on water: three-dimensional force generation by basilisk lizards. *The National Academy of Sciences of the USA*, 101, 16784-16788.
- Huey, R. B., Benett, A. F., John-Alder, H. & Nagy, K. A.** 1984. Locomotor capacity and foraging behaviour of Kalahari lacertid lizards. *Animal Behaviour*, 32, 41-50.
- Huey, R. B., Herrel, A., Vanhooydonck, B., Meyers, J. & Irschick, D. J.** 2007. Microhabitat use, diet, and performance data on the Hispaniolan twig anole, *Anolis sheplani*: Pushing the boundaries of morphospace. *Zoology*, 110, 2-8.
- Husak, J. F.** 2006a. Does survival depend on how fast you can run or how fast you do run? *Functional Ecology*, 20, 1080 - 1086.

- Husak, J. F.** 2006b. Do female collared lizards change field use of maximal sprint speed capacity when gravid? *Oecologia*, 150.
- Husak, J. F.** 2006c. Does speed help you survive? A test with Collared lizards of different ages. *Functional Ecology*, 20, 174-179.
- Husak, J. F. & Fox, S. F.** 2006. Field use of maximal sprint speed by collared lizards (*Crotaphytus collaris*): compensation and sexual selection. *Evolution*, 60, 1888-1895.
- Husak, J. F. & Fox, S. F.** 2008. Sexual selection on locomotor performance. *Evolutionary ecology research*, 10, 213-228.
- Husak, J. F., Fox, S. F., Lovern, M. B. & Vandebussche, R. A.** 2006. Faster lizards sire more offspring: sexual selection of whole-animal performance. *Evolution*, 60, 2122-2130.
- Husak, J. F., Lappin, A. K., Fox, S. F. & Lemos-Espinal, J. A.** 2006. Bite-Force Performance Predicts Dominance in Male Venerable Collared Lizards (*Crotaphytus antiquus*). *Copeia*, 2, 301–306.
- Chapple, D. G. & Swain, R.** 2002. Effect of caudal autotomy on locomotor performance in a viviparous skink, *Niveoscincus metallicus*. *Functional Ecology*, 16, 817 - 825.
- Irschick, D. J.** 2003. Measuring Performance in Nature: Implications for Studies of Fitness Within Populations. *INTEGR. COMP. BIOL.*, 43, 396–407.
- Irschick, D. J., Austin, C. C., Petren, K., Fisher, R. N., Losos, J. B. & Ellers, O.** 1996. Comparative analysis of clinging ability among pad-bearing lizards. *Biological Journal of the Linnean Society*, 59, 21-35.
- Irschick, D. J., Bailey, J. K., Schweitzer, J. A., Husak, J. F. & Meyers, J.** 2007. New Directions for Studying Selection in Nature: Studies of Performance and Communities. *Physiological and Biochemical Zoology*, 80, 557-567.
- Irschick, D. J., Carlisle, E., Elstrott, J., Ramos, M., Buckley, C., Vanhooydonck, B., Meyers, J. & Herrel, A.** 2005. A comparison of habitat use, morphology, clinging performance and escape behaviour among two divergent green anole lizard (*Anolis carolinensis*) populations. *Biological Journal of the Linnean Society*, 85, 223–234.
- Irschick, D. J. & Jayne, B. C.** 1999. Comparative three-dimensional kinematics of the hindlimb for high-speed bipedal and quadrupedal locomotion of lizards. *The Journal of Experimental Biology*, 202, 1047-1065.
- Irschick, D. J. & Losos, J. B.** 1998. A Comparative Analysis of the Ecological Significance of Maximal Locomotor Performance in Caribbean Anolis Lizards. *Evolution*, 52(1), 219-226.
- Irschick, D. J. & Losos, J. B.** 1999. Do Lizards Avoid Habitats in Which Performance Is Submaximal? The Relationship between Sprinting Capabilities and Structural Habitat Use in Caribbean Anoles. *The American Naturalist*, 154, 293 - 305.
- Irschick, D. J., Meyers, J., Husak, J. F. & Le Galliard, J. F.** 2008. How does selection operate on whole-organism functional performance capacities? A review and synthesis. *Evolutionary ecology research*, 10, 177-196.
- Irschick, D. J., Vanhooydonck, B., Herrel, A. & Meyers, J.** 2005. Intraspecific correlations among morphology, performance and habitat use within a green anole lizard (*Anolis carolinensis*) population. *Biological Journal of the Linnean Society*, 85, 211 - 221.
- James, R. S., Navas, C. A. & Herrel, A.** 2007. How important are skeletal muscle mechanics in setting limits on jumping performance? *The Journal of Experimental Biology*, 210, 923-933.
- Jayne, B. C. & Benett, A. F.** 1990. Selection on locomotor performance capacity in a natural population of garters snakes. *Evolution*, 44, 1204-1229.
- Jayne, B. C. & Irschick, D. J.** 2000. A field study of incline use and preferred speeds for locomotion of lizards. *Ecology*, 81, 2969-2983.
- Kohlsdorf, T. & Navas, C. A.** 2007. Evolution of jumping capacity in Tropicurinae lizards: does habitat complexity influence obstacle - crossing ability? *Biological Journal of the Linnean Society*, 91, 393-402.
- Kohlsdorf, T., Rodrigues, M. T. & Navas, C. A.** 2004. *Eurolophosaurus divaricatus*: death feigning. *Herpetological review*, 35, 390-391.
- Le Galliard, J. F., Clobert, J. & Ferriere, R.** 2004. Physical performance and darwinian fitness in lizards. *Nature*, 432, 502 - 505.
- Le Galliard, J. F. & Ferriere, R.** 2008. Evolution of maximal endurance capacity: natural and sexual selection across age classes in a lizard. *Evolutionary ecology research*, 10, 1-20.
- Le Galliard, J. F., Le Bris, M. & Clobert, J.** 2003. Timing of locomotor impairment and shift in thermal preferences during gravidity in a viviparous lizard. *Functional Ecology*, 17, 877 - 885.
- Losos, J. B.** 1990. The evolution of form and function: morphology and locomotor performance in west indian *Anolis* lizards. *Evolution*, 44, 1189-1203.
- Losos, J. B.** 1990a. Ecomorphology, performance capability, and scaling of west indian *Anolis* lizards: an evolutionary analysis. *Ecological Monographs*, 60, 369-388.
- Losos, J. B. & Irschick, D. J.** 1996. The effect of perch diameter on escape behaviour of *Anolis* lizards:

- laboratory predictions and field tests. *Animal Behaviour*, 51, 593 - 602.
- Martin, J. & Avery, R. A.** 1998. Effects of tail loss on the movement patterns of the lizard, *Psammmodromus algirus*. *Functional Ecology*, 12, 794 - 802.
- McConnachie, S. & Whiting, M. J.** 2003. Costs associated with tail autotomy in an ambush foraging lizard, *Cordylus melanotus melanotus*. *African Zoology*, 38, 57 - 65.
- McGuire, J. A. & Dudley, R.** 2005. The Cost of Living Large: Comparative Gliding Performance in Flying Lizards (Agamidae: Draco). *The American Naturalist*, 166, 93-106.
- Miles, D. B.** 1994a. Covariation between morphology and locomotory performance in sceloporine lizards. in *Lizard Ecology: Historical and Experimental Perspectives*. Princeton University Press.
- Miles, D. B.** 2004. The race goes to the swift: fitness consequences of variation in sprint performance in juvenile lizards. *Evolutionary ecology research*, 6, 63-75.
- Miles, D. B., Sinervo, B. & Frankino, W. A.** 2000. Reproductive burden, locomotor performance, and the cost of reproduction in free ranging lizards. *Evolution*, 54(4), 1386–1395.
- Oliver, J. A.** 1951. "Gliding" in Amphibians and Reptiles, with a Remark on an Arboreal Adaptation in the Lizard, *Anolis carolinensis carolinensis* Voigt. *The American Naturalist*, 85, 171 - 176.
- Olsson, M., Wapstra, E. & Olofsson, C.** 2002. Offspring size–number strategies: experimental manipulation of offspring size in a viviparous lizard (*Lacerta vivipara*). *Functional Ecology*, 16, 135 - 140.
- Pianka, E. R., King, D. & King, R. A.** 2004. Varanoid Lizards of the World. *Indiana University Press*.
- Robson, M. A. & Miles, D. B.** 2000. Locomotor performance and dominance in male Tree Lizards, *Urosaurus ornatus*. *Functional Ecology*, 14, 338 - 344.
- Seufer, H., Kavekon, Y. & Kirschner, A.** 2005. Eyelash geckos. Care, Breeding and Natural History.
- Shine, R.** 2003b. Locomotor speeds of gravid lizards: placing 'costs of reproduction' within an ecological context. *Functional Ecology*, 17, 526 - 533.
- Sinervo, B. & Losos, J. B.** 1991. Walking the tide rope: arboreal sprint performance among *Sceloporus occidentalis* lizard populations. *Ecology*, 72, 1225-1233.
- Toro, E., Herrel, A. & D.J., I.** 2004. The Evolution of Jumping Performance in Caribbean Anolis Lizards: Solutions to Biomechanical Trade-Offs. *The American Naturalist*, 163.
- Toro, E., Herrel, A., Vanhooydonck, B. & Irschick, D. J.** 2003. A biomechanical analysis of intra- and interspecific scaling of jumping and morphology in Caribbean Anolis lizards. *The Journal of Experimental Biology*, 206, 2641 - 2652.
- Van Damme, R. & Vanhooydonck, B.** 2001. Origins of interspecific variation in lizard sprint capacity. *Functional Ecology*, 15, 186-202.
- Vanhooydonck, B., Aerts, P., Irschick, D. J. & Herrel, A.** 2006. Power Generation during Locomotion in Anolis Lizards: An Ecomorphological Approach. In: *Ecology and Biomechanics: A mechanical approach to the ecology of animals and plants* (A. Herrel, T. Speck and N. Rowe, Eds.). *CRC Press, Boca Raton*. Pp: 253-269.
- Vanhooydonck, B., Andronescu, A., Herrel, A. & Irschick, D. J.** 2005. Effects of substrate structure on speed and acceleration capacity in climbing geckos. *Biological Journal of the Linnean Society*, 85, 385–393.
- Vanhooydonck, B., Herrel, A. Y., Van Damme, R. & Irschick, D. J.** 2005. Does dewlap size predict male bite performance in Jamaican Anolis lizards? *Functional Ecology*, 19, 38 - 42.
- Vanhooydonck, B. & Van Damme, R.** 2003. Relationships between locomotor performance, microhabitat use and antipredator behaviour in lacertid lizards. *Functional Ecology*, 17, 160 - 169.
- Vanhooydonck, B., Van Damme, R. & Aerts, T.** 2001. Speed and stamina trade-off in lacertid lizards. *Evolution*, 55, 1040-1048.
- Verwajen, D., Van Damme, R. & Herrel, A.** 2002. Relationships between head size, bite force preyhandling efficiency and diet in sympatric lacertid lizards. *Functional Ecology*, 16, 842-850.
- Vidal, N. & Blair, H. S.** 2005. The phylogeny of squamate reptiles (lizards, snakes, and amphisbaenians) inferred from nine nuclear protein-coding genes. *C. R. Biologies*, 328, 1000–1008.
- Wapstra, E.** 2000. Maternal basking opportunity affects juvenile phenotype in a viviparous lizard. *Functional Ecology*, 14, 345-352.
- Wilson, R. S., Franklin, C. E. & James, R. S.** 2000. Allometric Scaling Relationships of Jumping Performance in the Striped Marsh Frog *Lymnodynastes peronii*. *The Journal of Experimental Biology*, 203, 1937–1946.
- Zani, B. A.** 2000. The comparative evolution of lizard claw and toe morphology and climbing performance. *Journal of Evolutionary Biology*, 13, 316-325.