

Univerzita Karlova v Praze

Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Ekologie

Zaměření: Terestrická ekologie



Martin Vohralík

Variabilita v počtu obratlů a evoluce velikosti těla gekonů
Variability in vertebrae numbers and the evolution of body size in gekos

Diplomová práce

Školitel: doc. Mgr. Lukáš Kratochvíl, Ph.D.

Praha, 2016

Prohlášení:

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

V Praze, 15. 8. 2016

Podpis

Poděkování

Na tomto místě bych chtěl poděkovat školiteli doc. Mgr. Lukáši Kratochvílovi Ph.D. a celému laboratornímu týmu za jejich trpělivost a rady při psaní této diplomové práce. Dále bych chtěl poděkovat své rodině a přátelům, kteří mě podporovali po celou dobu psaní této práce. Jsem opravdu vděčný za tak úžasné a spolehlivé lidi. Nesmírně si vážím každého z vás.

Abstrakt

Segmentace těla se často může podílet na konečné velikosti těla u značné části ektotermních obratlovců. Tato práce se zaměřuje na odhalení vztahu ekologických (teplota) a genetických faktorů (pohlavní rozdíly) spojovaných s konečnou velikostí těla a odhalení jejich vlivu na počet tělních obratlů u gekonů rodu *Paroedura* s bližším zaměřením na druh *Paroedura picta*. Jedinci studovaného druhu byli vystaveni třem rozdílným konstantním chovným teplotám, při kterých dosáhli různých konečných velikostí. Testovali jsme hypotézu, zda počet presakrálních obratlů koreluje s konečnou velikostí těla a zda je ovlivněn teplotou a pohlavím. Data tuto hypotézu nepotvrzují, naopak ukazují vysokou genetickou a environmentální kanalizaci počtu tělních obratlů. Silně konzervativní počet obratlů se nám podařilo prokázat i napříč rodem *Paroedura* navzdory velmi výrazným evolučním změnám ve velikosti těla.

Klíčová slova:

Paroedura picta, obratle, Renschovo pravidlo, Bergmannovo pravidlo, segmentace, pohlavní dimorfismus, růst, pleomerie, velikost

Abstract

In ectothermic vertebrates, body segmentation is often linked to final body length. This thesis focuses on the relationship between final body length, ecological (temperature) and genetic (sex) factors and the count of body vertebrae in the *Paroedura* geckos, closely focusing on the *Paroedura picta* species. Individuals of this species were exposed to three different constant rearing temperatures, where they achieved different final sizes. We tested the correlation between the number of presacral vertebrae and final body size and the effect of rearing temperature and sex on the vertebrae number. The data point to high genetic and environmental canalisation of the vertebrae count. Large conservation in the number of presacral vertebrae were found even across the genus *Paroedura* regardless of the considerable evolutionary changes in body size.

Key words:

Paroedura picta, vertebrae, Rensch's rule, Bergmann's rule, segmentation, sexual dimorphism, growth, pleomerism, size

Obsah

1. ÚVOD.....	7
1.1. Velikost těla a pohlavní dimorfismus.....	8
1.1.1. Renschovo pravidlo	11
1.1.2. Bergmannovo pravidlo	12
1.1.3. Jordanovo pravidlo a pleomerie	12
1.2. Plasticita obratlů a tendence k pleomerii.....	15
1.2.1. Základní mechanismy tvorby obratlů	15
1.2.2. Pohlavní dimorfismus	15
1.2.3. Další faktory	20
1.3. Cíle práce	20
2. Materiál a metodika	20
2.1. Zvířata v pokusu zahrnutá a původní pokus.....	23
2.2. Mé pokračování experimentu	24
2.3. Statistické zpracování.....	26
3. Výsledky	28
3.1. Změny v počtu obratlů v oblasti hrudi a beder.....	28
3.2. Změna identity obratlů	30
3.3. Odchytky od standardního vzorce páteře.....	31
3.4. Vliv délky těla	31
3.5. Další zástupci rodu <i>Paroedura</i>	34
4. Diskuze	36
5. Závěr	38
6. Seznam použité literatury	39

1. ÚVOD

Ektotermním obratlovcům (plazi, ryby a obojživelníci) je často připisován tzv. neukončený růst, kdy jedinec pokračuje v růstu i po dovršení dospělosti, přestože takový růst zpomaluje s věkem zvířete (Charnov a kol. 2001). Obecně se předpokládá, že u živočichů s neukončeným růstem velikost těla závisí růst na rychlosti metabolismu, přístupu k potravě a na teplotě a dalších faktorech prostředí (např. Sebens, 1987; Smith a Ballinger, 1994; Tryjanowski a kol. 2006; Yu a kol. 2010). Mimo faktory prostředí se na růstu může podílet i pohlavní dimorfismus, tedy stav, ve kterém opačná pohlaví stejného druhu vykazují rozdílné charakteristiky například rozdílné zbarvení, velikost (SSD), chování, přítomnosti typických morfologických struktur. U vlivu na růst jedince může tento pohlavní dimorfismus odrážet pohlavně-specifické potravní preference (Ballinger a Ballinger, 1979) a pohlavně-specifickou investici do reprodukce (Cox 2006).

Na proximální úrovni může pohlavně-specifický růst do jisté míry odrážet autonomní endogenní faktory, může být například řízen cirkulujícími hladinami gonadálních steroidů (Starostová a kol. 2013). Neméně významné jsou však i sociální faktory, jako například pohlavní výběr (Berry a Shine 1978; Lovich a Gibbons 1992; Parker 1992; Smith 1990).

Pohlavní výběr přitom může působit na obě pohlaví: Velikost samců u druhu může být pozitivně ovlivněna přítomností fyzických soubojů, ve kterých větší samec pravděpodobněji zvítězí (Berry a Shine 1978; Mason a Parker, 2010; Parker, 1992), samice se přesto mohou pářit i s neúspěšnými samci (Cox a kol. 2007). U stromového rodu *Draco* jsou samci velmi teritoriální a souboje běžné, ale samice dorůstají větších velikostí, což je vysvětlováno selekcí na schopnost gravidních samic létat klouzavým letem (Cox a kol. 2007). Jindy se můžeme setkat se selekcí na menší samce, jako je tomu u ryb z čeledi Blenniidae, kde menší samečci jsou obratnější při námluvních tancích (Lengkeek a kol., 2008). U mnoha ektotermních obratlovců jsou větším pohlavím samice (Berry a Shine 1978; Kratochvíl a Frynta, 2008; Parker, 1992), což může odrážet selekci na plodnost samice. Tato selekce

může působit i na tvar těla, kdy samice některých druhů disponují protaženými thorakálními oblastmi, aby pojmuly větší počet vajec (Cox a kol. 2003; Olsson a kol. 2002; Shine, 2000).

Proximální mechanismy pohánějící rozdíly v konečné velikosti obratlovců jsou obvykle dva: hypertrofie oporné a svalové soustavy a hyperplázie, tedy přidávání meristických článků s tendencí prodlužovat tělo (Lindsay 1975; McDowall, 2008).

1.1. Velikost těla a pohlavní dimorfismus

Želvy vykazují širokou škálu SSD, přestože samice jsou větší než samci u většiny druhů, větší velikost samců je pravidlem pro čeledi: Testudinidae a Kinosternidae. Opačný trend je pravdivý například pro zástupce čeledí Trionychidae, Geoemydidae a Emydidae (Forsman a Shine, 1995; Gibbons a Lovich, 1990; Lyson a kol. 2013)

Extrémní rozdíly v SSD nacházíme u některých samic rodu *Graptemys*, které mohou dorůst téměř trojnásobné velikosti svých protějšků. Opakem jsou samci některých rodů čeledi Testudinidae, kde v nejextrémnějších případech krunýř samců přesahuje krunýř samic průměrně o 20-30% v délce (Cox a kol. 2007).

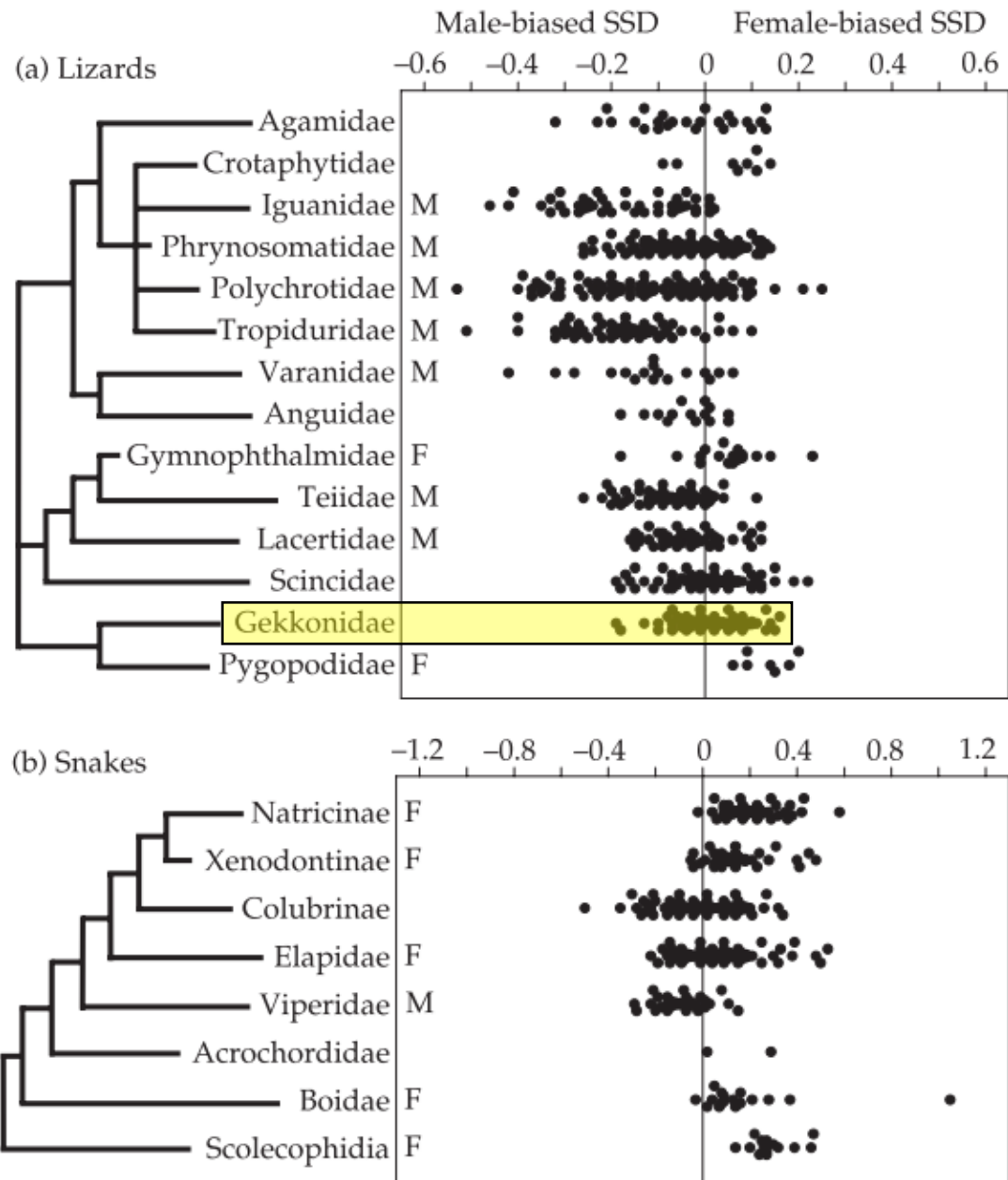
U velkých druhů krokodýlů jsou samci o 20-40% větší než samice, avšak menší zástupci mají větší samice (Cox a kol. 2007).

Mezi šupinatými plazy (Squamata) jsou rozšířeny oba stavy.

Samci jsou větší než samice u většiny ještěřů, přestože výjimky nacházíme v téměř každé čeledi. Jsou zde i čeledi, kde není jasný žádný trend, jako třeba Scincidae a Gekkonidae.

Větší velikost samců je známa hlavně u čeledi Varanidae, Teiidae, Iguanidae a Tropiduridae. Extrémy dosahují samci rodů *Varanus* a *Anolis*, kteří mohou být až o polovinu větší než samice stejného druhu. Samičí extrémy jsou méně výrazné, s tělem o pětinu větším v porovnání s jejich samčími protějšky u zástupců čeledi Scincidae a Pygopodidae a u rodů se sklonem k protahování těla do hadovitého tvaru například u rodu *Aprasia* (Cox a kol. 2007).

Pokud se podíváme blíže na hadí zástupce, můžeme si všimnout, že u většiny druhů dorůstají samice větších velikostí a to až o polovinu, jako je tomu u některých krajt rodu *Morelia* a *Python*. Uvnitř hadů existují i skupiny s většími samci jako někteří zástupci čeledi Viperidae nebo rodů *Coluber*, *Lampropeltis* a *Drymoluber*, ale můžeme zde najít i skupiny, u kterých rozdíly ve velikostech samců a samic nenásledují žádný očividný trend, tak je tomu u čeledí Colubridae a Elapidae (Shine 1994). Pro co možná nejlepší shrnutí přidávám obr. 1.1, který popisuje SSD napříč plazími čeleděmi s uvedeným větším pohlavím (M=samci, F=samice). Žlutě je vyznačena mnou studovaná čeleď.



Obr. 1.1 (Cox a kol. 2007)

Obr.1.1: Distribuce SSD u hlavních plazích linií. SSD je vypočítána jako $(\text{průměrná délka většího pohlaví} / \text{průměrná délka menšího pohlaví}) - 1$, arbitrárně vyjádřena jako negativní, když jsou větší samci a pozitivní, když jsou větší samice. Délkou se bere SVL (snout-vent-length). Každý bod reprezentuje jednotlivou populaci druhu. Písmena pak vyjadřují stav, kdy průměrná SSD samců (M) nebo samic (F) je signifikantně ($P < 0,05$) větší v uvedené linii. Fylogenetické vztahy jsou zde pro ilustrativní účely. Osy jsou vyznačeny v jednotlivých oddílech vzhledem

k rozsahu rozdílů v SSD v každé linii. Hadi jsou vnitřní skupinou Šupinatých plazů, ale zde jsou odděleni pro lepší grafické srovnání.

Evoluce viviparie a snížená frekvence reprodukce jsou faktory obecně spojovány s větší velikostí samic. Je třeba mít na paměti, že pozitivní korelace mezi prodlouženou frekvencí reprodukce a konečnou velikostí samic není zvláště silná a známe druhy, které se rozmnožují nepravidelně a mají větší samce (Cox a kol. 2003). U želv čeledi Emydidae se můžeme setkat i s převrácenou korelací, kdy vnitrodruhový pohlavní dimorfismus je spíše veden fylogenetickými změnami ve velikosti těla a samice jsou větší nezávisle na frekvenci nebo velikosti snůšky (Forsman a Shine 1995). Cox a kol. (2007) dále tvrdí, že při porovnání dat napříč plazy se setkáváme s pouze slabou a nekonzistentní podporou pro Darwinovu hypotézu vysvětlující SSD na základě výhodnější zvýšené fekundity („fecundity-advantage hypothesis“).

U plazů můžeme pohlavní dimorfismus sledovat také v rozdílném zbarvení jednotlivých pohlaví, jako je tomu například u druhu *Anolis carolinensis*, u kterého mají samci typicky červené hrdlo. Dále mohou být rozdíly pozorovatelné v prvcích chování jednotlivých pohlaví. Pomineme-li chování spojené s rozmnožováním, stále jsme schopni nalézt případy například v preferenci pro určitou potravu (Shine 1991; Simon 1976).

1.1.1. Renschovo pravidlo

Napříč druhy uvnitř taxonomické jednotky se rozdíl ve velikostech zvětšuje s rostoucí tělesnou velikostí, pokud jsou větším pohlavím samci a zmenšuje se s rostoucí průměrnou velikostí, pokud jsou větší samice. Toto pravidlo má však spoustu výjimek napříč želvami a ještěry. Je dobře popsáno v několika skupinách charakterizovaných svou teritorialitou (Carothers 1984; Kratochvíl a Frynta 2008; Stamps a kol. 1997), ale zároveň není znatelné u jiných skupin se stejnou charakteristikou, například u čeledí Phrynosomatidae a Polychrotidae. Celkové zastoupení Renschova pravidla u plazů je sporné napříč čeleděmi (Cox a kol. 2007).

1.1.2. Bergmannovo pravidlo

Na konečné velikosti jedinců se může také podílet zeměpisná šířka. Trend popisující rostoucí průměrnou velikost jedinců v rámci druhů a populací s rostoucí vzdáleností od rovníku a tedy se snižující se průměrnou roční teplotou, se nazývá Bergmannovým pravidlem. Bergmannovo pravidlo bylo popsáno především na savcích, kde až na výjimky platí (Ashton a kol. 2000).

Při vztahu s některými ektotermními organismy (někteří bezobratlí, obojživelníci a ryby) je navrhovaná konverze tohoto pravidla, mnoho bezobratlých živočichů a ektotermních obratlovců následuje Bergmannovo pravidlo (Mousseau 1997; Amor a kol. 2009; Berven 1982; Mousseau 1997; Yu a kol. 2010). U plazů se pak setkáváme s komplexnějším obrazem, kdy pro želvy Bergmannovo pravidlo platí, avšak Squamata mohou vykazovat opačný trend, kdy s rostoucí zeměpisnou šířkou pozorujeme v rámci druhu relativní pokles v tělesné velikosti, což bylo pozorováno u 40 z 56 druhů (Ashton a Feldman, 2003; Montgomery a kol. 2003).

Změny ve velikosti těla s rostoucí zeměpisnou šířkou jsou nejčastěji spojovány se změnami v průměrné teplotě. To, že rozhodujícím faktorem je teplota dokládají i obdobné změny velikosti v rozdílných nadmořských výškách. Na rozdílech v celkové velikosti jedinců z rozdílných nadmořských výšek se podílejí další faktory, jako například dostupnost potravy nebo predáční tlak, kdy v nížinách se obvykle vyskytuje více predátorů a zároveň jsou bohatší na potravní zdroje. (Ballinger 1979; Berven 1982; Miaud a kol. 2000).

1.1.3. Jordanovo pravidlo a pleomerie

Jordanovo pravidlo označuje narůstající počet obratlů u rybích zástupců s rostoucí vzdáleností od rovníku. Bylo popsáno na konci 19. stol. Davidem S. Jordanem, který jej původně nazval „Law of Vertebrae“ (Zákonem obratlů) a poukázal, že jiní autoři v polovině 19. století o tomto vztahu dříve mluvili v rámci jedné čeledi a jednoho rodu, ale on sám tento vztah prokázal u dalších rybích čeledí (Jordan, 1892, 1922 podle McDowalla, 2008). Toto pravidlo se překrývá s pravidlem Bergmannovým (viz výše) a zároveň s pleomerií, kterou popsal Lindsay (1975), kdy prodlužování tělesné osy je doprovázeno navýšením počtu meristických částí.

Lindsay (1975) tento jev popsal ve své práci u 116 studovaných čeledí ryb, přičemž u 90 byl tento trend signifikantně prokazatelný. Objevil v některých čeledích však i výjimky se záporným trendem. Práce na druhu *Oryzias latipes* ukázaly u populací situovaných dále od rovníku geneticky dědičné predispozice pro větší počet obratlů nezávisle na teplotních podmínkách, v kterých byly potomci těchto populací chováni (Kiso a kol. 2011; Yamahira a Nishida 2009). Pleomerie jako způsob prodlužování těla pomocí vyššího počtu obratlů nacházíme mezi rybami, obojživelníky, plazy i ptáky (Arntzen a kol. 2015; Bergmann a Irschick 2012; Galis 1999b).

U savců nacházíme vysokou konzervativnost v plasticitě obratlů, kdy vnitrodruhové změny v počtu krčních obratlů nebo k přidání žebra k poslednímu krčnímu obratli následují vážné kongenitální poruchy, rakoviny a může dojít i k spontánnímu potratu (Galis 1999a). Pokud k takové změně však dojde, je zpravidla doprovázena homeotickými změnami v hrudních a bederních obratlích (Galis a kol. 2006). Všichni savci mají tedy sedm krčních obratlů až na výjimky u řádu Sirenia, které mají místo sedmi krčních obratlů šest a podřádu Folivora kde se setkáváme s devíti krčními obratli (Narita a Kuratani 2005). U savčích obratlů v oblasti hrudníku a beder považujeme 19 za ancestrální počet pro většinu studovaných skupin. Velmi vzácně dochází k deviaci od tohoto počtu. Příklady toho však můžeme pozorovat u skupiny Pongidae, kam patří i člověk, kde došlo k poklesu tohoto počtu až na 17, dále šelmy (Carnivora) se liší od většiny ostatních skupin jedním přidaným obratlem do hrudní oblasti páteře a mají tedy dvacet obratlů mezi krkem a páňví namísto devatenácti. Existují však případy skupin, kde se setkáváme s velikou deviací od základního savčího rozvrhu a to především ve skupinách Afrotheria a Xenarthra, kdy pro Afrotheria za ancestrální stav považujeme 21 obratlů v oblasti hrudi a beder, jak je tomu například u Tubulidentata, ale můžeme se setkat i s extrémem jako jsou Hyracoidea, kteří mohou disponovat až 30. U skupiny Xenarthra se můžeme setkat s rozpětím 14-26 obratlů v oblasti hrudníku a beder (Narita a Kuratani, 2005). Savčí

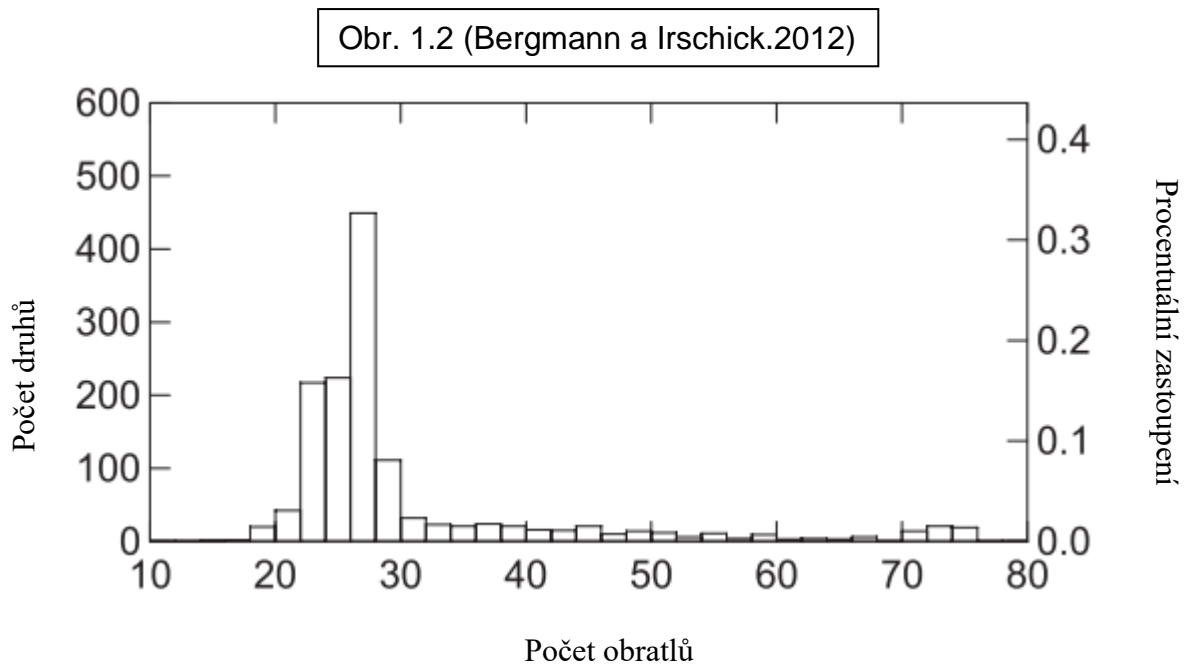
vnitrodruhová variabilita v počtu presakrálních obratlů však neexistuje kvůli silným selekčním tlakům působícím proti takové změně (Galis, 1999b).

Kontrastem k savčí konzervativnosti, kdy i zvířata s dlouhými krky jako je žirafa (*Giraffa*) mají původní počet sedmi krčních obratlů, jsou ptáci. U ptáků se, jak uvádí Galis (1999b), při prodloužení krku setkáme zpravidla s větší segmentací a tedy s větším počtem krčních obratlů a to i v rámci stejného druhu.

U obojživelníků se můžeme setkávat s tendencemi, kdy jednotlivé druhy reagují na teplotu okolního prostředí (Tryjanowski a kol. 2006) a množství srážek změnou tělesné velikosti (Yu a kol. 2010), která může souviset u některých skupin se změnami v počtu presakrálních obratlů (Arntzen a kol. 2015).

Pokud se zaměříme na plazi linie, nemáme bohužel dostatek materiálu pro krokodýly. Želvy disponují vysoce modifikovanou kostrou, kde hrudní obratle jsou ancestrálně redukovány vždy na počet osm krčních a deset hrudních obratlů, které jsou prodloužené a srůstají s kostěnými deskami, vytvářejíce karapax (Lyson a kol. 2013; Narita a Kuratani, 2005).

U skupiny Lepidosauria je plasticita obratlů a možnost pleomerie studována extensivně. Mezi jednotlivými liniemi je znáta obrovská variabilita počtu obratlů, kdy příkladem jsou trpasličí chameleoni *Brookesia superciliaris* se čtrnácti hrudními obratli v porovnání se sto dvaceti hrudními obratli u pygopodidů např. *Aparisia pseudopulchella* nebo i s extrémem, jakým jsou hadi, u kterých se můžeme setkat s tak vysokým počtem jako je 293 hrudních obratlů. Šupinatí plazi jsou tedy vysoce variabilní skupinou a vykazují často pleomerii (a sice, že s jejich rostoucí délkou těla roste celkové článkování). Nejobvyklejším počtem presakrálních obratlů napříč všemi liniemi tohoto nadřádu je 26. Tento nejběžnější tělní plán je zastoupený ve 350 druzích z celkového počtu 1375. U druhu *Sphenodon punctatus* napočítali Bergmann s Irschickem (2012) 25 presakrálních obratlů a tento stav označili za ancestrální. S ancestrálním tělním plánem se setkáváme u dalších 93 druhů zahrnutých ve studii Bergmanna a Irschicka (2012) (viz obr 1.2).



Obr 1.2 Histogram uvádějící počet tělních obratlů pro 1375 druhů ze skupiny Squamata uvedených v této studii. Tři slouce úplně vpravo představují sloučená data nestejných rozměrů pro kompenzaci dlouhého ocasu distribuce.

1.2. Plasticita obratlů a tendence k pleomerii

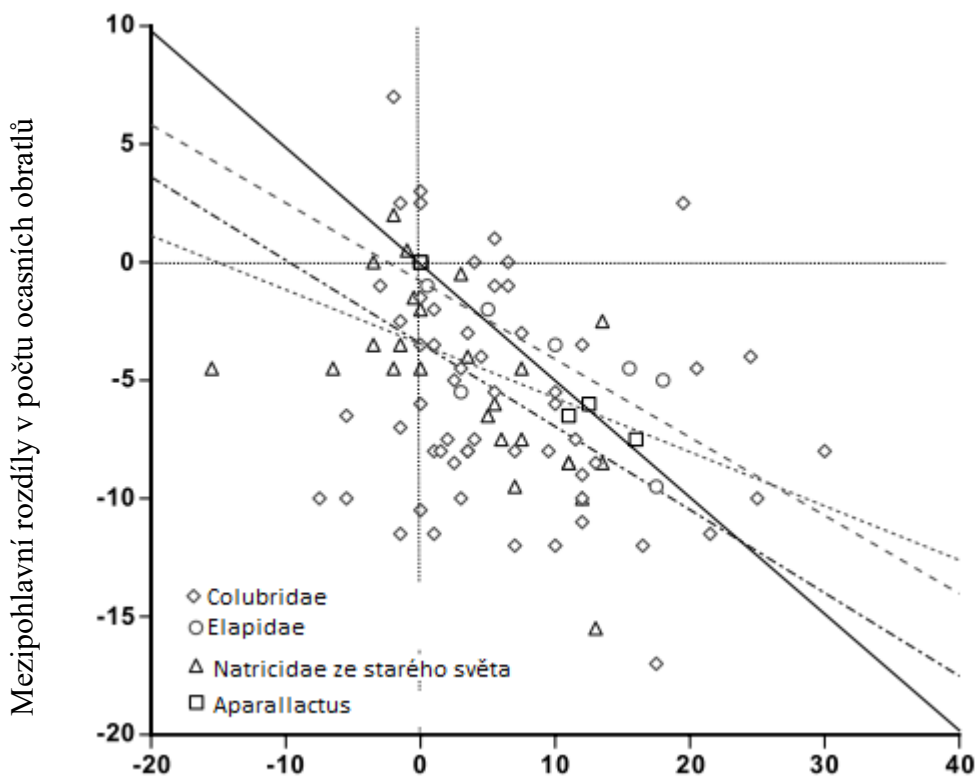
1.2.1. Základní mechanismy tvorby obratlů

Celkový počet obratlů se primárně odvíjí od dvou faktorů: 1) Od délky tělní osy, na které se mohou somity tvořit 2) Od velikosti jednotlivého segmentu. Časování tvoření těchto segmentů hraje přitom významnou roli v konečné podobě páteře. Zatímco hadi vytvoří rychle velké množství malých segmentů, například myši vytvoří za stejnou dobu množství mnohem menší. Pomocí těchto segmentačních hodin vzniká diverzita pozorovatelná napříč všemi obratlovci (Müller a kol. 2010). *Hox*-geny se primárně podílejí na regionalizaci vznikající tělní osy a tedy identitě jednotlivých obratlů (Gomez a Pourquié 2009). Plasticita v počtu obratlů je možná při duplikaci rodiny *Hox*-genů a pouze pokud nedochází k epistatickým interakcím, které by tomu zabraňovaly, což je typické pro savce (Galis 1999).

1.2.2. Pohlavní dimorfismus

Vnitrodruhová variabilita v počtu obratlů může souviset s rozdíly mezi pohlavími, což je pravda u většiny hadů, kdy samice mají ve většině případů více thorakálních obratlů a samci více obratlů ocasních (Shine, 2000). Dimorfismus v počtu

thorakálních obratlů byl později popsán i u některých ještěřů, konkrétně u scinků rodu *Hemiergis* a také ještěrek druhů *Podarcis bocagei* a *Podarcis carbonelli* (Lacertidae) (Choquenot a Greer, 1989; Kaliontzopoulou, Llorente, & Carretero, 2008). Americké užovky (Natricinae) vykazují zajímavý pohlavně dimorfní trend, kdy u samic připadá na stejnou délku těla méně hrudních obratlů než u samců, ale na prodlužování těla reagují obě pohlaví stejnou měrou přidáváním těchto obratlů. Tento rozdíl u většiny druhů zachází i do podoby, kdy jsou samci menším pohlavím, ale mají více obratlů než delší samice. Tyto změny v počtu hrudních obratlů jsou často doprovázeny změnami v počtu ocasních obratlů, kdy u většiny skupin je korelace negativní, více hrudních obratlů je doprovázeno menším počtem ocasních obratlů. Výjimku opět tvoří američtí užovkovití hadi, u kterých více hrudních obratlů znamená u samic více obratlů ocasních (Shine 2000). Tyto dva rozdílné trendy popisují obrázky 1.4 a 1.5.

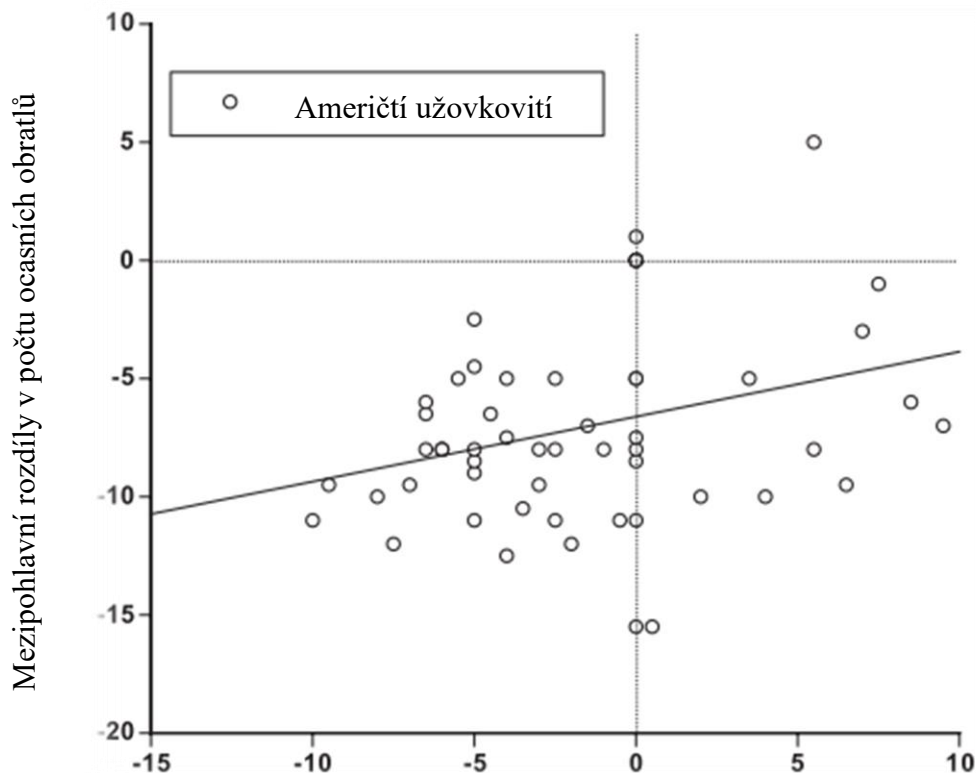


Obr. 1.4 Shine (2000)

Mezipohlavní rozdíly v počtu hrudních obratlů

Obr. 1.4 Disparity tělních a ocasních obratlů mezi samci a samicemi u stejného druhu hadů. Disparita byla vypočítána jako počet obratlů samic mínus počet

samčích obratlů. U druhů kde měly samice mnohem více tělních obratlů než samci, měly většinou méně ocasních obratlů. Tento vzorec je evidentní uvnitř všech vyobrazených skupin: aparallactines ($n=6$, $r^2=0,98$, $P<0,0001$), elapidae ($n=10$, $r^2=0,66$, $P<0,005$), užovkovití bez skupiny natricinae ($n=148$, $r^2=0,09$, $P<0,001$), zástupci skupiny Natricinae ze starého světa ($n=28$, $r^2=0,36$, $P<0,001$). Viperidae neukázaly žádný signifikantní trend ($n=66$, $r^2=0,01$, $P=0,4$).



Mezipohlavní rozdíly v počtu hrudních obratlů

Obr. 1.5 Shine (2000)

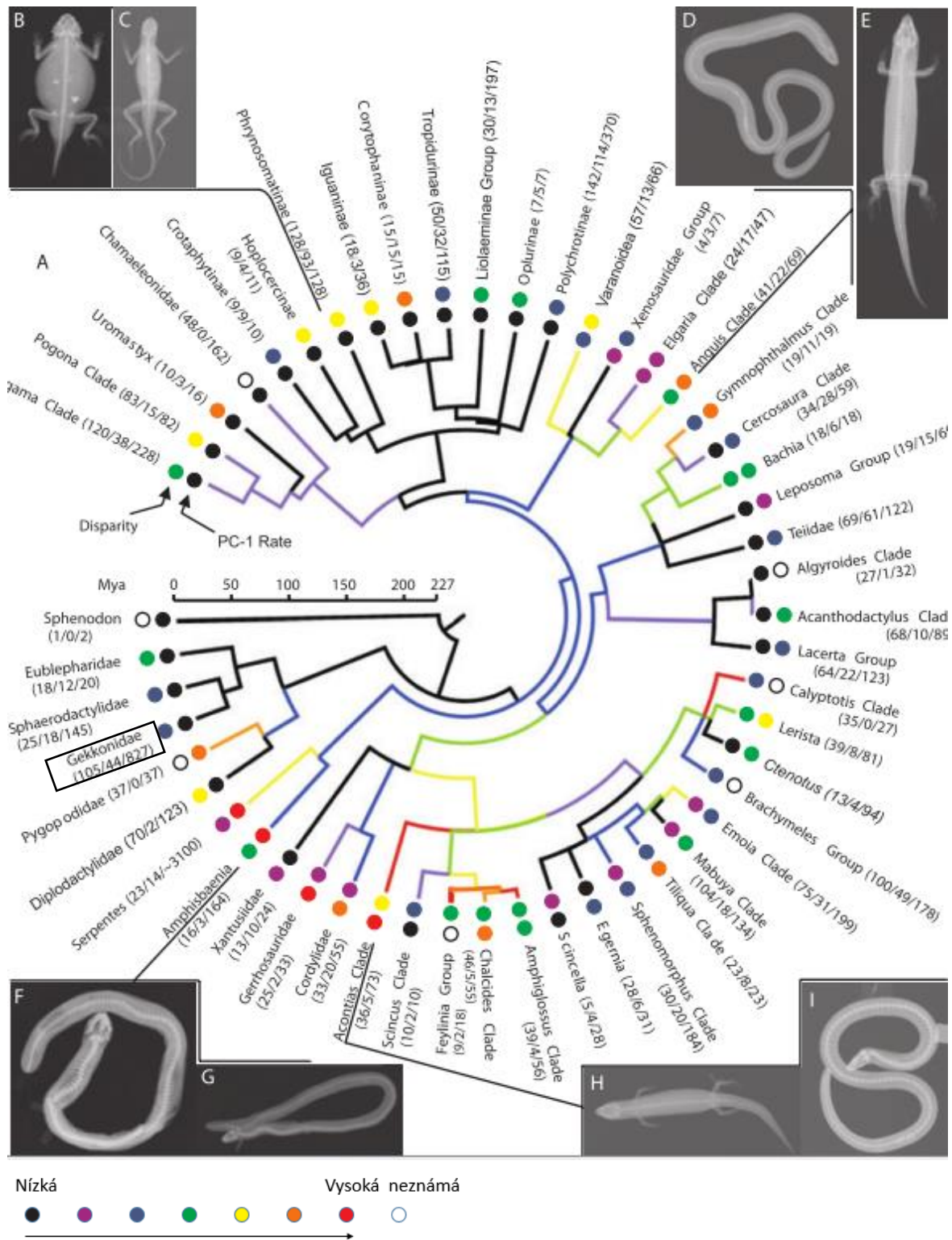
Obr. 1.5 Disparity tělních a ocasních obratlů mezi samci a samicemi u stejného druhu hadů. Disparita byla vypočítána jako počet obratlů samic mínus počet samčích obratlů. U druhů kde měly samice mnohem více tělních obratlů než samci, neměly většinou méně ocasních obratlů. Tento obrázek ukazuje data počtu obratlů pro americké užovkovité u druhů, kde měli samci více tělních obratlů, měli i více obratlů ocasních ($n=56$, $r^2=0,09$, $P<0,03$). Čímž je tento trend opoziční trendu popsaného u ostatních hadích linií (obr. 1.4) Každý bod zastupuje jednu populaci.

Pohlavní dimorfismus v počtu obratlů můžeme najít i u jiných čeledí z řádu Squamata, pohlavní dimorfismus v počtu ocasních obratlů, kdy samci mají větší

počet obratlů v části schopné autotomie než samice byl dokázán u druhů *Podarcis bocagei*, *Psammotromus algirus*, *Ps. hispanicus*, *Lacerta monticola*, *Podarcis muralis*, *P. hispanica*, *Acanthodactylus erythrurus*, *Lacerta vivipara* (Barbadillo a Bauwens 2009).

U plazů se tedy setkáváme s komplexním obrazem, pokud se jedná o celkovou plasticitu počtu obratlů, kdy některé skupiny jsou vysoce plastické v počtu obratlů a jiné méně a tato vnitrodruhová variabilita se může projevit i v pohlavním dimorfismu. Ve své studii tento jev shrnuli Bergmann a Irschick (2012) (viz obr. 1.6), kteří také poznamenali, že evoluční mezidruhová variabilita je silně zastoupena především u skupin, které produkují hadům podobné fenotypy, tzn. protáhlé tělo a redukované končetiny.

Obr. 1.6 (Bergmann a Irschick 2012)



Obr. 1.6: Kladogram vyjadřující vnitřní fylogenetické vztahy pro skupinu Squamata. Délka jednotlivých větví proporčně dokládá uplynulou dobu od evoluční události v milionech let (Mya). Barva těchto větví dokládá rychlost evoluce počtu obratlů, barva teček uvnitř grafu výsledky testované rychlosti evoluce pomocí analýzy PC-

1 a vnější kruh teček vyjadřuje disparitu ve tvaru těla uvnitř skupiny (vše dle přiloženého schématu uvedeném níže). Čísla v závorkách vypovídají o velikosti vzorku obratlů, velikosti vzorku morfometrických dat a druhovou bohatost uvnitř skupiny (převzato z Bergmann a kol. 2012).

1.2.3. Další faktory

Faktorem ovlivňujícím poměr počtu obratlů na jednotku délky těla může být způsob života, kdy tropičtí arborikolní hadi mají obvykle prodloužené obratle a tudíž méně obratlů na jednotku tělesné délky na rozdíl od druhů vyskytujících se pod zemí, jak uvedl ve své práci Johnson (1955). Při porovnávání blízce příbuzných plazů z čeledi Gymnophthalmidae, kteří mají sklon k životu pod zemí, zjistili Roscito a Rodrigues (2013), že u druhů s hadovitým protažením těla nacházíme více presakrálních obratlů. Hadi lovící pomocí zadušení kořisti se vyznačují velkým počtem obratlů na jednotku délky těla, což Lindell (1994) příkládá právě způsobu lovu a selekci na vysokou ohebnost těla.

1.3. Cíle práce

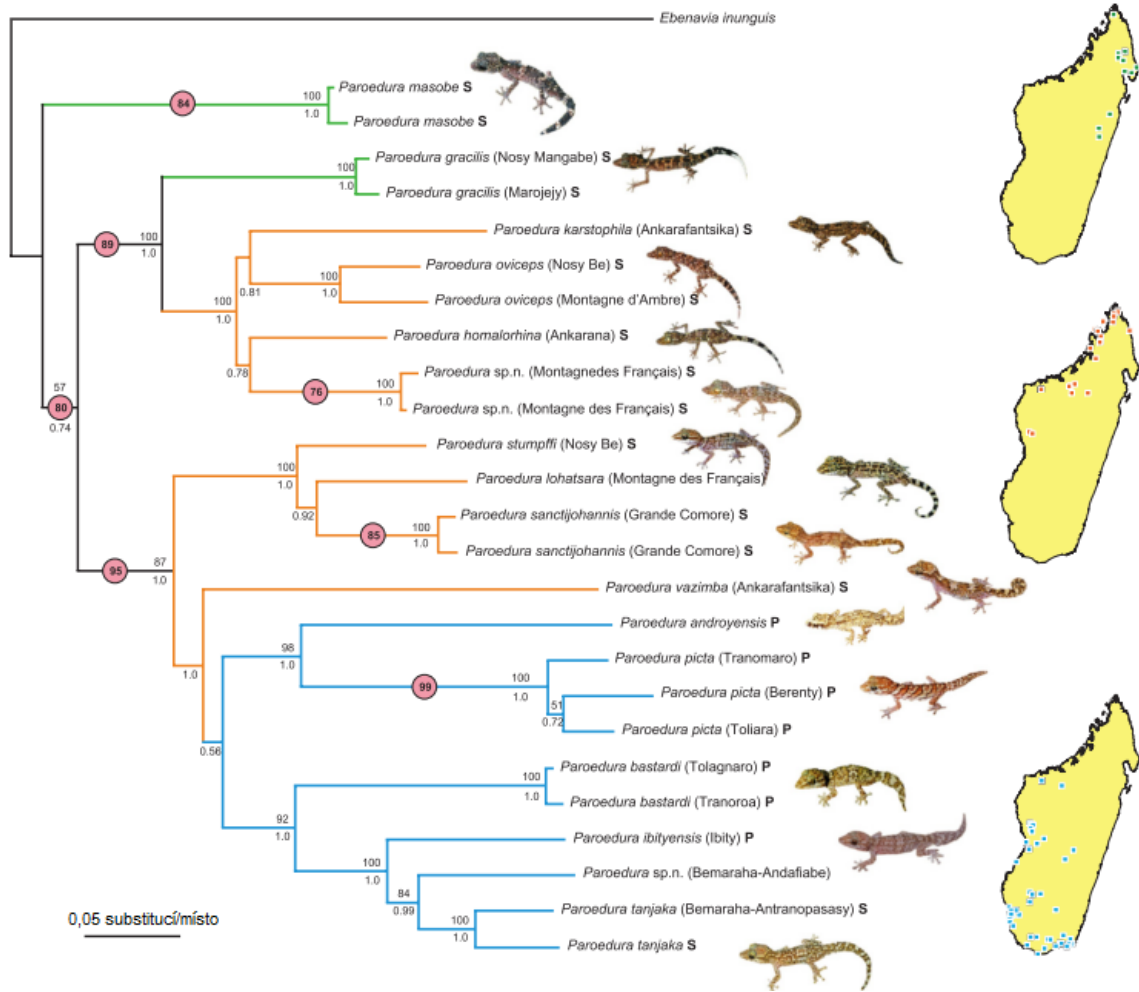
Naším cílem v této práci bylo zjistit zda:

- variabilita v počtu koreluje s rozdíly ve velikosti a zvraty v SSD u zástupců rodu *Paroedura*
- počet obratlů je fenotypově plastický v rámci druhu *Paroedura picta* v závislosti na teplotě inkubace a zda koreluje s konečnou délkou těla
- je druh *P.picta* pohlavně dimorfní v počtu tělních obratlů

2. Materiál a metodika

Gekoni rodu *Paroedura* (Günther 1879) pocházejí z Komorských ostrovů a z ostrova Madagaskar (obr. 2.1).

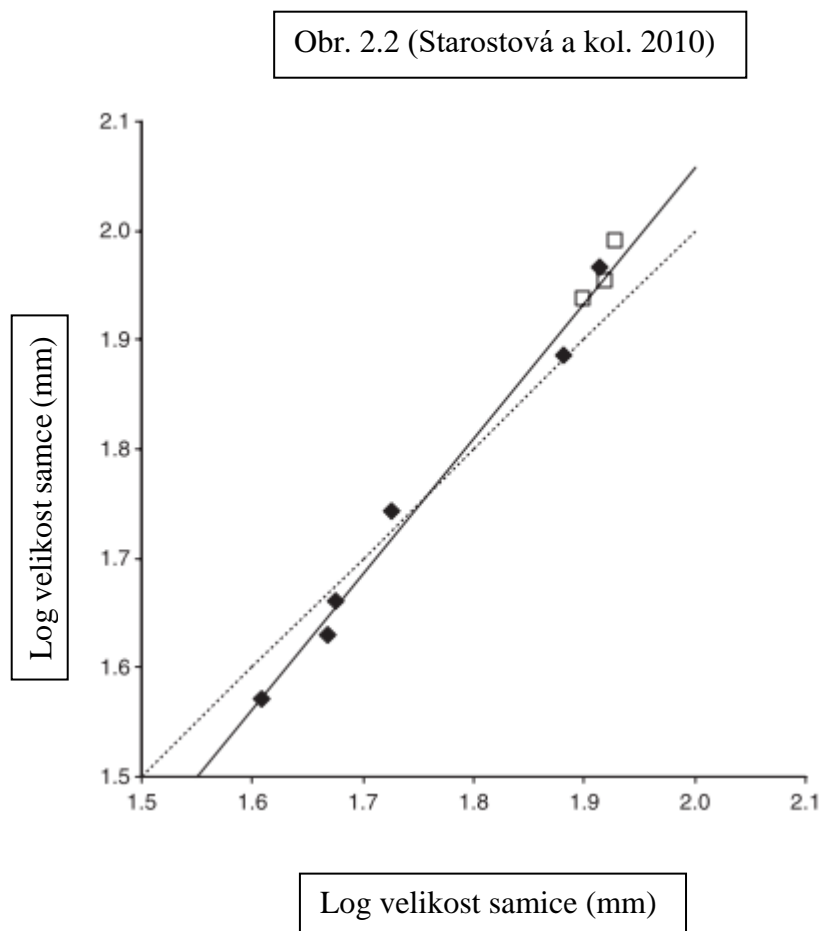
Obr. 2.1 (Jackman a kol. 2008)



Obr. 2.1 Kladogram vztahů v rodě *Paroedura* založený na analýze sekvencí mtDNA. Čísla uvedená nad jednotlivými větvemi označují *bootstrap values*; čísla uvedená na spodní straně větví *Bayesian posterior probability support values*. Čísla v kruzích na větvích ukazují *maximum likelihood bootstrap support* získaný jen pro analýzu založenou na genu *phosducin*. Písmena P/S za jménem druhu a lokalitou označují skupiny *picta* a *sanctijohannis* navržené Nussbaumem a Raxworthym (2000). Barvy jednotlivých větví vyjadřují obecné rozšíření uvedeného druhu, kdy zelené jsou východní až severo-východní Madagaskar, oranžové jsou severo-západní a severní Madagaskar, modré jsou západní Madagaskar. Jednotlivé body na mapách potom vyjadřují lokality. Převzato z Jackmana a kol. (2008).

U tohoto rodu se podobně jako u ostatních gekonů setkáváme s invariantní snůškou (Kubička a Kratochvíl 2009). Uvnitř rodu *Paroedura* se můžeme setkat se

silnou tendencí následovat Renschovo pravidlo, tedy že u větších druhů, například *Paroedura picta* jsou větší samci a u menších druhů jako je *Paroedura androyensis* jsou větším pohlavím samice (viz obr. 2.2)(Starostová a kol. 2010).



Obr. 2.2 průměrná velikost samců (SVL v mm) vyjádřená proti průměrné velikosti samic pro gekony rodu *Paroedura* (plné čtverce). Plná čára je redukovanou osou opisující tyto hodnoty, jejíž sklon je větší než 1, což dokazuje konzistenci v následování Renschova pravidla. Pro grafickou názornost jsou zde uvedeny i jedinci druhu *Paroedura picta* ze tří pokusných teplot (prázdné čtverce). Přerušovaná čára vyjadřuje vztah 1:1

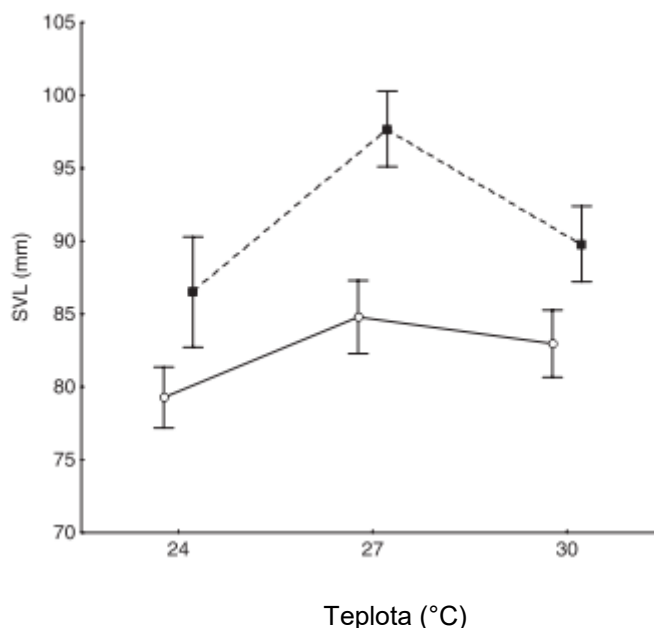
Moje studie se zabývala primárně plasticitou obratlů a možným pohlavním dimorfismem v počtu obratlů u Madagaskarského endemického druhu *Paroedura picta*, který je jedním z největších druhů ve svém rodě. Zvířata tohoto rodu jsou poslední dobou zaváděna jako laboratorní druh a využívána v široké škále experimentů. Tento druh byl již využit mj. ve studiích zabývajících se termoregulací

(Blumberg a kol. 2002), hormonální regulací růstu (Kratochvíl a kol. 2006; Starostová a kol. 2013), a odpovědí tělesné velikosti na teplotní podmínky (Starostová a kol. 2010). Samice tohoto druhu dospívají během několika měsíců od líhnutí (Kubička & Kratochvíl, 2009).

2.1. Zvířata v pokusu zahrnutá a původní pokus

Pro náš pokus bylo využito 92 jedinců ze studie, která proběhla na potomcích 20 náhodně vybraných párů z naší laboratorní populace (Starostová a kol. 2010). Samice byly původně umístěny jednotlivě do terárií o rozměrech 30cm*30cm*20cm se suchým lignocelem promíchaným s pískem a teplotním režimem 26-40 °C poskytovaným teplotními kabely. V původním experimentu bylo sebráno osm vajec na samici. Vejce byla zvážena a v den snesení rovnoměrně rozdělena do tří komor o konstantní teplotě 24, 27 a 30 °C a při světelném režimu 12h světlo a 12h tma. Všechny podmínky byly stejné pro všechna vejce kromě teploty. Mláďata se stářím do 24h byla zvážena a změřena šuplerou (SVL) a poté byla umístěna zpátky do prostředí, ze kterého pocházela. Individuálně oddělena v plastových krabičkách 20*20*15cm vybavených substrátem, úkrytem a miskou na vodu. Voda byla obohacena o vápník a poskytována *ab libitum*. Dvakrát měsíčně byla voda obohacena o vitamíny E, A a D₃ (Combinal E and Combinal A + D₃; IVAX Pharmaceuticals, Opava, Česká Republika). Krmení bylo zajištěno dvakrát týdně formou cvrčků (*Gryllus assimilis*) poprášených vitamíny a minerály (Roboran H, Univit, Česká Republika). Jedinci byli krmeni nadbytkem cvrčků, aby se nakrmili do sytosti, nesnědení cvrčci byli odebráni druhý den. Experiment byl ukončen, když většina jedinců z konkrétní teploty zastavila růst. Délka experimentu se lišila v rámci jednotlivých skupin kvůli rozdílné délce růstu při jednotlivých teplotách. Byl nalezen vztah mezi teplotou prostředí a konečnou délkou těla jedince (viz obr. 2.3). Po ukončení růstového experimentu byli jedinci usmrceni a zmrazeni pro další použití.

Obr. 2.3 (Z Starostová a kol.



Obr. 2.3 Průměry a 95% intervaly spolehlivosti pro konečnou SVL samců (čtverce) a samic (kruhy) druhu *P.picta* pro tři experimentální teploty.

2.2. Mé pokračování experimentu

Zatímco některé studie zabývající se počtem obratlů se zaměřují na RTG snímkování (Bergmann a Irschick 2012), my jsme se rozhodli uplatnit část Wassersugova (1976) protokolu, který staví na protokolu týmu Simons a Van Horn (1970), jehož součástí je zprůsvitnění měkkých tkání pomocí macerace materiálu v roztoku KOH. Tento protokol byl původně určen pro barvení chrupavek pomocí alcianové modři. Od 70. let si tento protokol prošel mnoha změnami, především v použité fixaci pro optimalizaci procesu barvení (Taylor & Van, 1985) nebo viditelnosti skrze tkáně pomocí odstranění přebytečných svalů na dorsální straně krku, později i díky použití trypsinu pro trávení svalové hmoty (Cortés-Delgado a kol. 2009).

Jedinci druhu *P.picta* z předešlého experimentu byli postupně rozmrazeni, přičemž mimo mrazící jednotku se vždy nacházelo maximálně 8 jedinců, z nichž většina setrvala v tepelně izolované krabici za přítomnosti ledu. Postupné

rozmražení probíhalo při pokojové teplotě mimo izolované prostředí krabice a to vždy maximálně u dvou jedinců zároveň. U každého jedince byly odstraněny vnitřní orgány (včetně hemipenisů a jejich pouzder), kůže, končetiny a ocas. Pro lepší viditelnost jsem ze zad jedinců odstranil lopatkové svaly a některé hřbetní a krční svaly. Těla byla dehydratována v čistém etanolu (96%) ve skleněných nádobkách s plochým dnem o objemu 22 ml se šroubovacím víčkem z PVC. Pro optimalizaci procesu jsem těla takto ponechal 7-10 dní v závislosti na velikosti zvířete. Po dehydrataci tkáně byl etanol vyměněn za 0,5% roztok KOH ve kterém se těla macerovala 5-7 dnů v závislosti na velikosti, roztok byl pravidelně měněn každých 48 hodin a stav vzorků byl poprvé kontrolován po třech dnech a poté každých 24 hodin, po dosažení 5 dnů byl vzorek kontrolován každých 12 hodin a roztok měněn každých 24 hodin. K dalšímu kroku jsem přistoupil, když jsem mohl rozeznat proti světlu těla jednotlivých obratlů po celé délce páteře. Za tímto účelem bylo někdy třeba dalšího odstraňování svalové tkáně především z krční oblasti. Dalším krokem bylo proprání nádobky destilovanou vodou a konzervace vzorku v čistém glycerolu. Vzhledem ke způsobu utracení zvířat (odstřížení hlavy) jsem metodiku na hlavách pokusných zvířat prováděl odděleně ve 40ml silnostěnných nádobkách na vzorky uzavíratelných víčkem z PVC. Kůže na hlavě je u celého rodu *Paroedura* přirostlá k lebečním kostem, což činí její odstranění značně obtížné, v našem případě to nebylo nutné a tak jsem kůži odstranil pouze z krční oblasti. Dále bylo nutné vyjmout oči, kvůli vysoké koncentraci pigmentu, který by jinak mohl kalit obraz a při ruptuře by mohl i obarvit okolní tkáně (vlastní pozorování). Jazyk byl uchován pro budoucí práce jako zdroj genetického materiálu. Hlavy jsme ošetřovali stejným postupem jako těla (viz výše) s přihlédnutím k velikosti materiálu, kdy jsme zkrátili krok macerace na 24-58 hodin s výměnou roztoku každých 24 hodin a kontrolou každých 12 hodin. U hlav byla po ukončení procesu změřena délka anteriorní části lebky od kloubního přichycení páteře po konec spodní čelisti pomocí elektronického posuvného měřidla s přesností na 0,01 mm.

Posledním krokem bylo manuální počítání obratlů s využitím binolupy s velkou pozorností na počet krčních obratlů (kvůli způsobu utracení). Obratle hrudní byly

definovány jako obratle s přítomnými žebry, bederní jako obratle v kaudální části páteře situované anteriorně k *os sacrum* bez přítomných žeber a krční jako obratle v anteriorní části bez přítomných žeber nebo s modifikovanými žebry (žebra krčních obratlů jsou krátká a vytvářejí lopatkovitý tvar). Do počtu krčních obratlů jsme započítali i modifikované první dva obratle (*atlas* a *axis*). Během tohoto počítání bylo zaznamenáno několik anomálií: rudimentální hrudní žebra, srostlé obratle, a jednou dokonce duplikace žebra (nepárové žebro na obratli s párovými žebry).

Součástí práce byli také zástupci jednotlivých pohlaví dostupných druhů z rodu *Paroedura* a dva zástupci (samec a samice) druhu *Ebenavia inunguis* sesterské skupiny k rodu *Paroedura* (Jackman a kol. 2008; Pyron a kol. 2013).

Materiál byl uchován v 70% etanolu. Tito jedinci prošli stejným procesem popsáním výše, kdy: Každý vzorek jsme před macerací umístili na 48 hodin do 96% etanolu. Doba macerace se lišila od 24 hodin u nejmenších jedinců (*Ebenavia inunguis*, *Paroedura vazimba* a *P. androensis*) po 84h u největšího zastoupeného druhu *Paroedura masobe*.

2.3. Statistické zpracování

V tabulce použité pro statistické zpracování jsme vytyčili číselné proměnné: konečná SVL a asymptotická SVL (poskytnuté autory předchozí práce Starostová a kol. (2010), počet krčních obratlů, počet hrudních obratlů, počet bederních obratlů, součet hrudních a bederních obratlů, celkový počet presakrálních obratlů, délka páteře (vypočítaná jako SVL minus délka části lebky anteriorně situované ke kloubnímu přichycení páteře), přítomnost anomálií (rudimentární žebra/přidaná žebra= x , srostlé obratle= a), a průměrná délka obratle (vypočítaná jako délka páteře/celkový počet obratlů). Vytyčené faktoriální proměnné čítaly: rodinu (jedinci se společným rodičovským párem), pohlaví, teplotu prostředí (24, 27 a 30 °C), odchylky od standardního tělního plánu (6 krčních obratlů, 18 hrudních obratlů a 3 obratle) jsou kódovány.

Statistické zpracování získaných dat bylo provedeno ve statistickém programu R (R Development Core Team (2008). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria).

3. Výsledky

Počet krčních obratlů je u druhu *P.picta* prakticky neměnný, kdy pouze jeden jedinec z celého experimentu vykazoval 5 krčních obratlů místo převažujících 6.

3.1. Změny v počtu obratlů v oblasti hrudi a beder

Počet hrudních a bederních obratlů je mnohem plastičtější než počet krčních obratlů. Počet bederních obratlů se pohybuje mezi 2 a 4 a počet hrudních mezi 17 a 19. Výskyt těchto změn podrobně popisují tabulky 1 a 2.

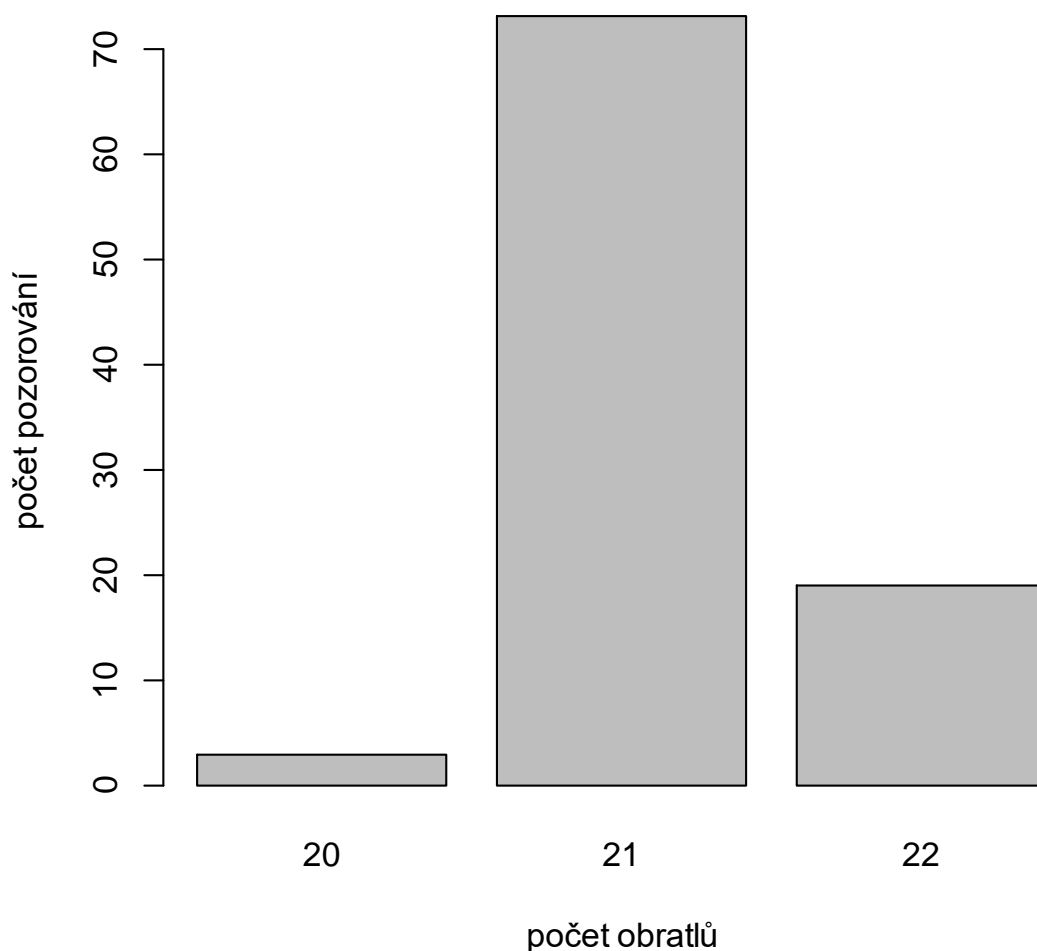
Počet hrudních obratlů				
Pohlaví a chovné teploty	17	18	19	Celkový součet
Samice	2	40	16	58
27°C	1	11	4	16
25°C		16	7	23
30°C	1	13	5	19
Samci	2	26	9	37
27°C	1	10	4	15
25°C		5	2	7
30°C	1	11	3	15
Celkový součet	4	66	25	95

Počet bederních obratlů				
Pohlaví a chovné teploty	2	3	4	Celkový součet
Samice	4	52	2	58
27°C	1	15		16
25°C	3	19	1	23
30°C		18	1	19
Samci	5	30	2	37
27°C	4	11		15
25°C	1	6		7
30°C		13	2	15
Celkový součet	9	82	4	95

Výsledky Pearsonova chí-kvadrátového testu neprokázaly signifikantní závislost počtu těchto obratlů s pohlavím jedince ($p > 0,8$) ani vliv chovné teploty na počet těchto obratlů (všechna $p > 0,9$). Logistickou regresí jsem také vyřadil možnost interakce pohlaví spolu s chovnou teplotou na počet obratlů (všechna $p > 0,9$). Dále

jsem pomocí logistické regrese jsem také zjistil, že SVL nemá signifikantní vliv na změny v počtu těchto obratlů ($p > 0,3$).

Pokud sečteme počty bederních a hrudních obratlů, dostaneme plasticitu nabývající hodnot 20-22 obratlů (viz obr. 3.1).



Obr. 3.1

Každá teplotní kategorie vykazuje incidenci odchylky od standardního počtu obratlů v této oblasti oblasti (21) okolo 20%, kdy u zvířat ze 30°C nacházíme zvýšenou incidenci této odchylky a to 26%. Pokud se zaměříme na pohlaví jedinců, nacházíme rozdílný počet u 31% samic a 35% u samců. Změny v počtu obratlů od standardního počtu 21 se vyskytuje u 76% všech studovaných jedinců, tabulka 3.

Chovné teploty	Samice	Samci	Celkový součet
27°C	14	14	28
20	1	2	3
21	11	11	22
22	2	1	3
25°C	22	7	29
21	17	6	23
22	5	1	6
30°C	19	15	34
21	14	11	25
22	5	4	9
Celkový součet	55	36	91

Tabulka 3: Počet presakrálních obratlů v hrudní a bederní oblasti

Výsledky testu Pearsonova chí-kvadrátového testu neprokázaly signifikantní vztah počtu obratlů v této oblasti s pohlavím jedince ($p > 0,9$) ani vliv chovné teploty na počet obratlů této oblasti ($p > 0,8$). Následující výsledky logistické regrese vyřadily interakci pohlaví s chovnou teplotou na počet obratlů ($p > 0,9$). Poslední test analýzy roztylu se zabýval možností pleomerie, kdy jsem použil počet obratlů jako vysvětlující proměnnou k SVL ($p > 0,9$).

3.2. Změna identity obratlů

Můžeme se také setkat se změnami identity obratlů, kdy nedojde ke změně počtu, ale ke změně identity jednoho nebo více obratlů viz tabulka 4. tento jev označený v tabulce 2 jako „posun“ se vyskytuje u 7% samic a 13,5% samců. Závislost změn ve složení vzorce obratlů tvořících páteř s pohlavím, chovnou teplotou a délkou těla nebyla pomocí Pearsonova chí-kvadrátového testu prokázána (všechna $p < 0,3$).

Pohlaví a chovné teploty	Beze změny	posun	22 obratlů	20 obratlů	Celkový součet
Samice	40	4	12	2	58
27°C	12	1	2	1	16
25°C	15	2	5	1	23
30°C	13	1	5		19
Samci	24	5	6	2	37
27°C	9	3	1	2	15
25°C	5	1	1		7
30°C	10	1	4		15
Celkový součet	64	9	18	4	95

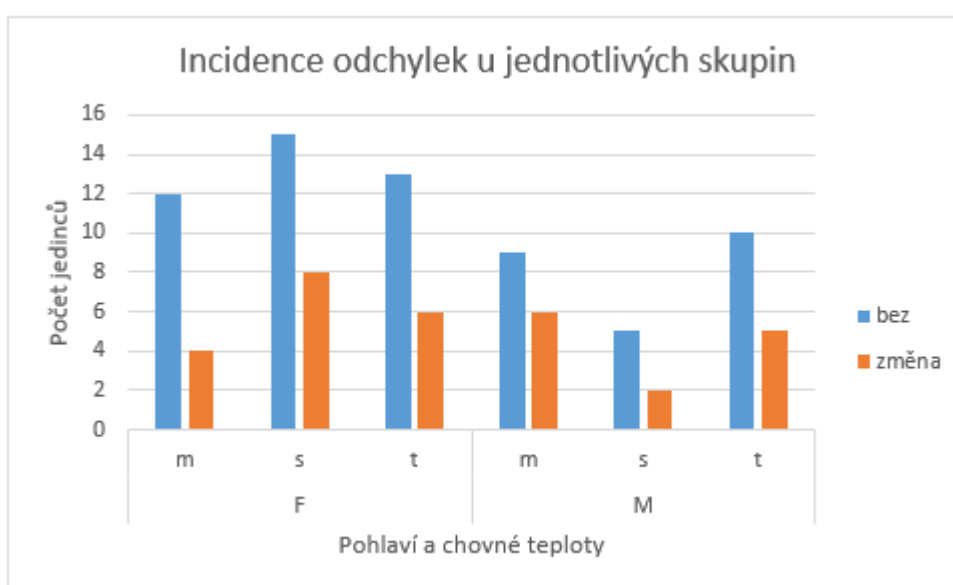
Tabulka 4: Beze změny = počet jedinců se standardním počtem obratlů (6 krčních, 18

hrudních a 3 bederní), posun=počet jedinců, u kterých došlo ke změně v počtu hrudních obratlů ve prospěch bederních obratlů nebo naopak, beze změny v celkovém počtu presakrálních obratlů (27).

3.3. Odchyly od standardního vzorce páteře

Plasticita obratlů se může projevit jak přidáním obratlí, tak změnou identity jednotlivých obratlů. Pro ilustraci jsem zavedl jednotný kód „změna“ viz obr 3.2. Výskyt těchto změn napříč všemi uvedenými kategoriemi se pohybuje okolo 35% s maximální odchylkou 6,5% u samců odchovaných v teplotě 25°C. Závislost chovné teploty, pohlaví a interakce těchto dvou faktorů na incidenci odchylek od standardního vzorce páteře byl popřen Pearsonovým chí-kvadrátovým testem (všechna $p > 0,4$).

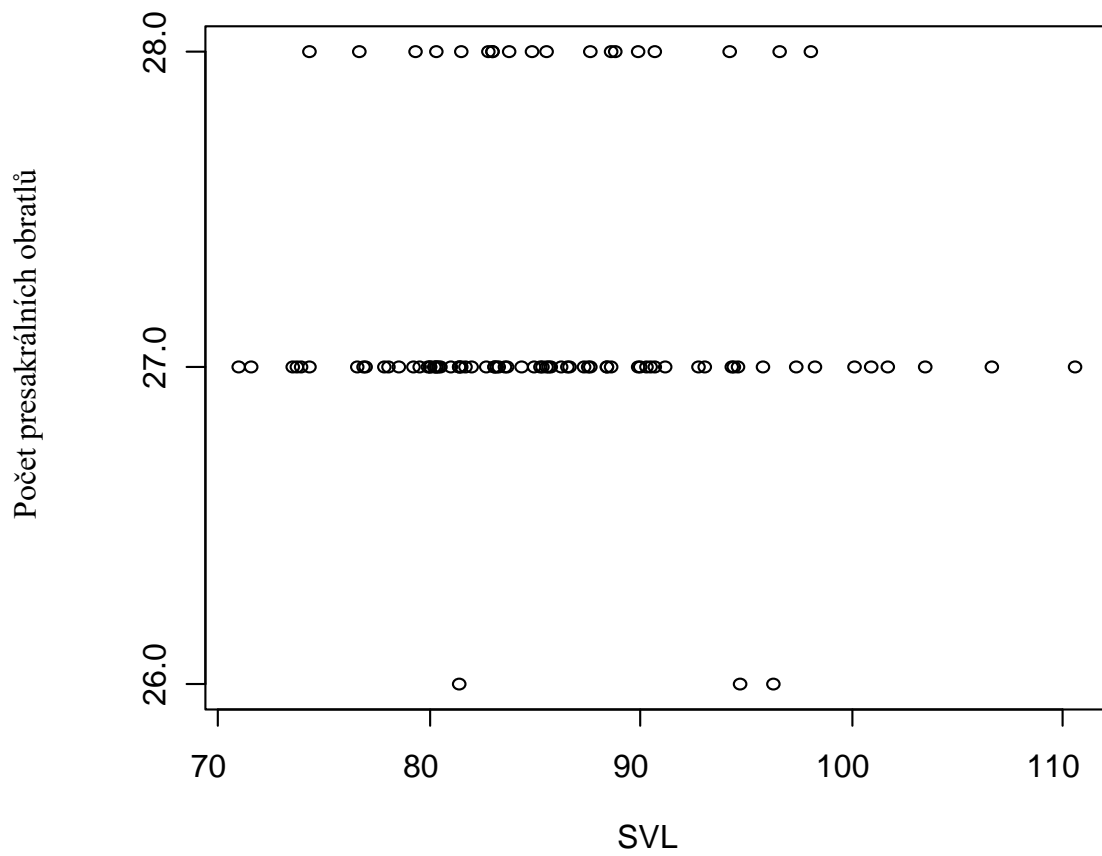
Obr 3.2



Obr 3.2 M=samci, F=samice, m=27°C, s=25°C a t=30°C

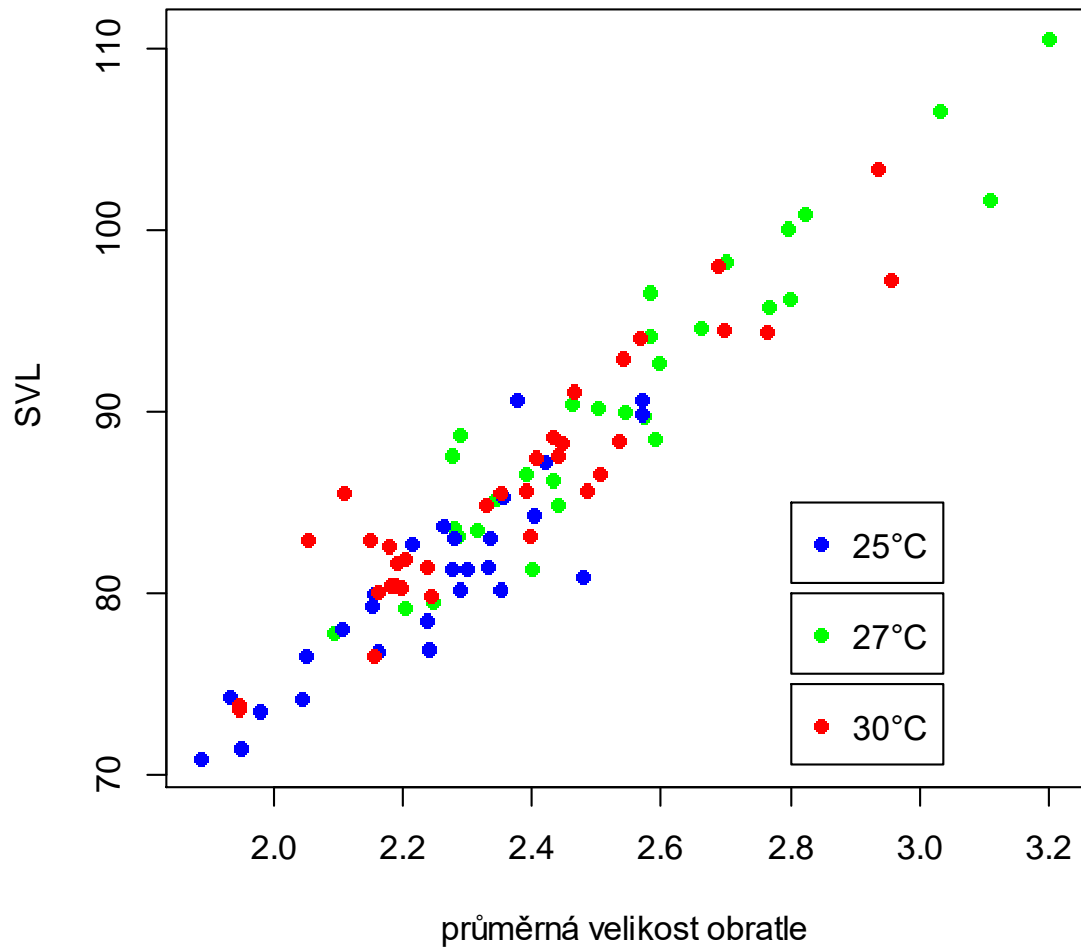
3.4. Vliv délky těla

Vliv konečné délky těla (SVL) na počet presakrálních obratlů jsem u studovaných jedinců druhu *P. picta* za pomoci logistických regresí neprokázal (všechna $p > 0,2$). Pro ilustraci obrázky 3.3.



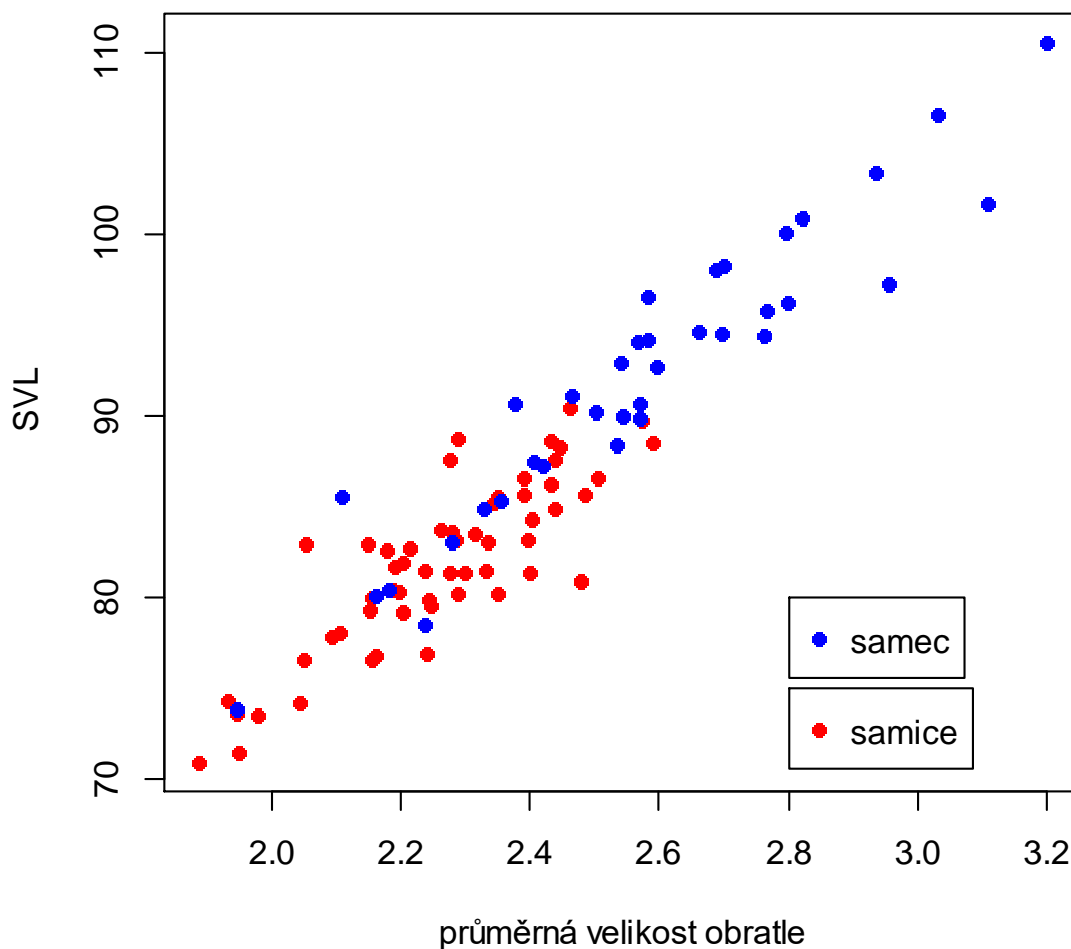
Obr. 3.3

Vliv hypertrofie jednotlivých obratlů na celkovou délku těla jsem testem ANOVA prokázal jako signifikantní ($p < 0,01$). Pro ilustraci obrázky 3.4 a 3.5.



Obr. 3.4

Obr. 3.5



3.5. Další zástupci rodu *Paroedura*

U tohoto rodu jsem nenašel žádnou výraznou změnu v počtu obratlů, která by mohla zodpovídat za zvraty Renschova pravidla uvnitř tohoto rodu. Změny v počtu obratlů resp. jejich absence ve většině případů dokládá nízkou plasticitu a pravděpodobnou absenci pleomerie jako mechanismu prodlužování těla u celého rodu. Ukázalo se, že námi sledovaný plán 6 krčních obratlů, 18 hrudních a 3 bederní obratlů mohou být pro rod *Paroedura* ancestrálním plánem vzhledem k faktu, že sesterský druh *Ebenavia inunguis* disponuje stejným počtem v jednotlivých sekcích páteře (viz tabulka 5).

Druh	Samec	Samice
<i>P. masobe</i>	7/18/3	7/17/3
<i>P. lohatsara</i>	6/18/3	6/18/3
<i>P. stumpffi</i>	6/17/3	6/18/3
<i>P. gracilis</i>	6/18/3	6/18/3
<i>P. bastardi</i>	6/18/3	6/18/3
<i>P. androensis</i>	6/18/3	6/18/3
<i>P. vazimba</i>	6/17/3	6/18/3
<i>P. ibitiensis</i>	6/18/3	6/18/3
<i>P. oviceps</i>		6/18/3
<i>Ebenavia inunguis</i>	6/18/3	6/18/3

Tabulka 5 znázorňuje studované druhy a dostupná pohlaví spolu s počty obratlů pozorovaných v částech krk/hřbet/bedra v tomto pořadí. Samec druhu *P. oviceps* nebyl bohužel dostupný pro náš experiment.

4. Diskuze

Cílem této práce bylo zmapovat plasticitu obratlů u druhu *Paroedura picta* a prokázat její spojitost s velikostí těla, dále také sledovat počet obratlů a vztah s velikostí u celého rodu *Paroedura*. Data pro moji práci jsem získal úspěšným prosvětlením tkáně pomocí macerace dehydratovaných vzorků v roztoku KOH a počítáním obratlů pod binolupou.

Většinou se v rámci skupiny Gekkota s výjimkou čeledi Pygopodidae setkáváme s relativně nízkou plasticitou v počtu obratlů (viz obr. 1.6 převzatý od Bergmanna a Irschicka (2012)). Námi studovaný druh *P.picta*, který patří do čeledi Gekkonidae podle očekávání neprokázal vysokou plasticitu v počtu obratlů. Dále chci upozornit, že Bergmann s Irschickem (2012) ve své práci uvedli pouze modální počet obratlů, ze kterého odvodili ancestrální počet 25 tělních obratlů pro skupinu Squamata a s 26 obratli jako nejrozšířenějším počtem napříč celou skupinou, tyto výsledky však založili na zkoumání 3 jedinců pro každý druh a přepokládali nízkou vnitrodruhovou variabilitu. Pro stanovení ancestrálních a většinových zastoupení počtu obratlů u skupiny Squamata je zapotřebí důkladnější prozkoumání jednotlivých druhů, protože vnitrodruhová variabilita tohoto počtu může být velmi výrazná i pohlavně dimorfní (Choquenot a Greer, 1989; Kaliontzopoulou a kol. 2008; Shine 2000). Mé výsledky však ukazují, že vnitrodruhová variabilita v počtu obratlů se u zkoumaného druhu *P.picta* pohybovala mezi 26 a 28 presakrálními obratli.

Zatímco u hadů a některých druhů čeledi Lacertidae a Scincidae se setkáváme s pohlavním dimorfismem a poměrně vysokou plasticitou v počtu presakrálních obratlů, která někdy může vysvětlovat délku těla jedinců (Choquenot a Greer 1989; Kaliontzopoulou a kol. 2008; Shine 2000), moje práce pohlavně dimorfní počet obratlů ani podíl hyperplázie obratlů na velikosti neprokázala. Pokusní jedinci nabývající rozdílných velikostí (70,9 mm až 110,5 mm) neprokazují rozrůznění počtu obratlů v závislosti na konečné velikosti těla. Pleomerie se tedy u druhu *P.*

picta nepodílí na konečné velikosti, obdobná situace pravděpodobně platí pro celý rod *Paroedura*.

Pokud tedy druh *P. picta* neprodlužuje tělesnou délku vkládáním nových obratlů (pleomerií) na délce těla se tedy nutně podílí spíše hypertrofií, kterou jsem prokázal viz kapitola 3.4, přičemž odhadnutá velikost jednoho obratle (délka páteře/celkový počet obratlů) dosahuje rozdílu napříč studovanými jedinci až 1,2 mm. Hypertrofií obratlů a variabilita ve velikosti lebky jsou tedy odpovědné za variabilitu v SVL u tohoto druhu.

Skupina samců z teploty 24 °C bohužel vykazovala vysokou mortalitu (Kubička a Starostová ústní sdělení) a proto jich v experimentu figurovalo pouze 7. Navýšením počtu experimentálních zvířat bychom mohli možná ukázat průkaznější výsledky pro tuto pokusnou skupinu. Experiment se také mohl zaměřit na počet ocasních obratlů a odlomitelných částí ocasů, a zdali se pohlavní dimorfismus neprojevuje zde, jak uvedla práce Barbadilla a Bauwense (2009) u ještěrek, případně zda se posun v identitě obratlů u našeho druhu projevuje i zde.

Konkrétní ontogenetický mechanismus, který by působil pleomerii znám není především proto, že se na takovém mechanismu může podílet mnoho různých genetických faktorů. Například kompetice organizačních proteinů vznikajících v dráze Hox-genů a rozdílná exprese těchto genů, homologní mutace a interakce paralogních i ne-paralogních genů (Galis 1999a). Zároveň může dojít ke změně rychlosti tvorby segmentů zrychlením tzv. segmentačních hodin (Gomez a Pourquié 2009). U hadů můžeme očekávat velké změny v oblastech odpovědných za diferenciaci segmentů a v regulaci Hox-genů, protože se jedná o skupinu plazů, která vykazuje často vysokou plasticitu obratlů (Shine 2000).

5. Závěr

Druh *Paroedura picta* vykazuje vnitrodruhovou variabilitu ve velikosti těla, která může odpovídat rozdílnému pohlaví a teplotním změnám. Těchto změn však nenabývá pomocí hyperplázie. Na vnitrodruhových rozdílech ve velikosti těla se u tohoto druhu podílí převážně hypertrofie obratlů. U celého rodu *Paroedura* se setkáváme se zvraty SSD v rámci Renschova pravidla. Tyto změny však nejsou doprovázeny změnami v počtu presakrálních obratlů. Změny tohoto počtu nevysvětlují ani mezidruhové rozdíly ve velikosti jedinců. U rodu *Paroedura* jsem objevil možnost existence ancestrálního plánu, který se vyskytuje i u druhu *Ebenavia inunguis*, který byl popsán jako sesterský druh rodu *Paroedura*.

Vzhledem k výskytu ancestrálního stavu a omezené plasticitě obratlů u rodu *Paroedura* by bylo vhodné blíže prozkoumat větší množství druhů ve skupině Squamata a odhalit prozatím skrytou variabilitu ve využívání hypertrofie oproti hyperplázii obratlů.

6. Seznam použité literatury

- Amor, N., Farjallah, S., & Said, K. (2009). Morphometric variation in the Tunisian green frog, *Rana saharica* (Anura: Ranidae). *African zoology*, 44(2), 194–203.
- Arntzen, J. W., Beukema, W., Galis, F., & Ivanović, A. (2015). Vertebral number is highly evolvable in salamanders and newts (family Salamandridae) and variably associated with climatic parameters. *Contributions to Zoology*, 84(2), 85–113.
- Ashton, K. G., & Feldman, C. R. (2003). Bergmann's Rule in Nonavian Reptiles: Turtles Follow It, Lizards and Snakes Reverse It. *Evolution*, 57(5), 1151–1163.
- Ashton, K. G., Tracy, M. C., & Queiroz, A. De. (2000). Is Bergmann's Rule Valid for Mammals? *The American Naturalist*, 156(4), 390–415.
- Ballinger, R. E. (1979). Intraspecific variation in demography and life history of the lizard, *Sceloporus jarrovi*, along an altitudinal gradient in southeastern Arizona. *Ecology*, 60(5), 901–909.
- Ballinger, R. E., & Ballinger, R. A. (1979). Food resource utilization during periods of low and high food availability in *Sceloporus jarrovi* (Sauria: Iguanidae). *The Southwestern Naturalist*, 24(2), 347–363.
- Barbadillo, L. J., & Bauwens, D. (2009). Sexual dimorphism of tail length in lacertid lizards: test of a morphological constraint hypothesis. *Journal of Zoology*, 242(3), 473–482.
- Bergmann, P., & Irschick, D. (2012). Vertebral evolution and the diversification of squamate reptiles. *Evolution*, 66(4), 1044–1058.
- Berry, J. F., & Shine, R. (1978). Sexual size dimorphism and male combat in snakes, 33(3), 269–277.
- Berven, K. A. (1982). The genetic basis of altitudinal variation in the wood frog *Rana sylvatica*. I. An Experimental Analysis of Life History Traits. *Evolution*, 36(5), 962–983.
- Blumberg, M. S., Lewis, S. J., & Sokoloff, G. (2002). Incubation temperature modulates post-hatching thermoregulatory behavior in the Madagascar ground gecko, *Paroedura pictus*. *The Journal of experimental biology*, 205(Pt 18), 2777–2784.

- Carothers, J. (1984). Sexual selection and sexual dimorphism in some herbivorous lizards. *American Naturalist*, 124(2), 244–254.
- Cortés-Delgado, N., Pérez-Torres, J., & Hoyos, J. M. (2009). Staining procedure of cartilage and skeleton in adult bats and rodents. *International Journal of Morphology*, 27(4), 1163–1167.
- Cox, R., Butler, M., & John-Alder, H. (2007). The evolution of sexual size dimorphism in reptiles. *Sex, Size and Gender Roles: Evolutionary Studies of Sexual Size Dimorphism*, 38–49.
- Cox, R. M. (2006). A test of the reproductive cost hypothesis for sexual size dimorphism in Yarrow's spiny lizard *Sceloporus jarrovi*. *Journal of Animal Ecology*, 75(6), 1361–1369.
- Cox, R. M., Skelly, S. L., & John-Alder, H. B. (2003). a Comparative test of adaptive hypotheses for sexual size dimorphism in lizards, 57(7), 1653–1669.
- Forsman, A., & Shine, R. (1995). Sexual size dimorphism in relation to frequency of reproduction in turtles (Testudines : Emydidae). *Copeia*, 1995(3), 727–729.
- Galis, F. (1999a). Why do almost all mammals have seven cervical vertebrae? Developmental constraints, Hox genes, and cancer. *Journal of Experimental Zoology*, 285(October 1998), 19–26.
- Galis, F. (1999b). On the homology of structures and Hox genes: the vertebral column. *Novartis Foundation symposium*, 222, 80–84.
- Galis, F., Van Dooren, T. J. M., Feuth, J. D., Metz, J. a J., Witkam, A., Ruinard, S., ... Wijnaendts, L. C. D. (2006). Extreme selection in humans against homeotic transformations of cervical vertebrae. *Evolution; international journal of organic evolution*, 60(12), 2643–54.
- Gibbons, J. W., & Lovich, J. E. (1990). Sexual dimorphism in turtles with emphasis on the slider turtle (*Trachemys scripta*).
- Gomez, C., & Pourquié, O. (2009). Developmental control of segment numbers in vertebrates. *Journal of experimental zoology. Part B, Molecular and developmental evolution*, 312(6), 533–44.
- Günther, A. (1879). XXVI.—On mammals and reptiles from Johanna, Comoro Islands. *Journal of Natural History*, 3(15), 215-219.

- Charnov, E. L., Turner, T. F., & Winemiller, K. O. (2001). Reproductive constraints and the evolution of life histories with indeterminate growth. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 98(16), 9460–9464.
- Choquenot, D., & Greer, A. E. (1989). Intrapopulational and interspecific variation in digital limb bones and presacral vertebrae of the genus *Hemiergis* (Lacertilia, Scincidae). *Journal of Herpetology*, 23(3), 274–281.
- Jackman, T. R., Bauer, A. M., Greenbaum, E., Glaw, F., & Vences, M. (2008). Molecular phylogenetic relationships among species of the Malagasy-Comoran gecko genus *Paroedura* (Squamata: Gekkonidae). *Molecular phylogenetics and evolution*, 46(1), 74–81.
- Johnson, R. G. (1955). The adaptive and phylogenetic significance of vertebral form in snakes. *Evolution*, 9(4), 367–388.
- Jordan, D. S. (1892). Relations of temperature to vertbrae among fishes. *Proceedings of the U.S. Natural Museum*, 14(446), 107–120.
- Jordan, D. S. (1922). *The days of a man: being memories of a naturalist, teacher, and minor prophet of democracy* (Vol. 2). World Book Company.
- Kaliontzopoulou, A., Llorente, G., & Carretero, M. (2008). Interspecific and intersexual variation in presacral vertebrae number in *Podarcis bocagei* and *P. carbonelli*. *Amphibia-Reptilia*, 29(2), 288–292.
- Kiso, S., Miyake, T., & Yamahira, K. (2011). Heritability and genetic correlation of abdominal and caudal vertebral numbers in latitudinal populations of the medaka *Oryzias latipes*. *Environmental Biology of Fishes*, 93(2), 185–192.
- Kratochvíl, L., & Frynta, D. (2008). Body size, male combat and the evolution of sexual dimorphism in eublepharid geckos (Squamata: Eublepharidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 76(2), 303–314.
- Kratochvíl, L., Kubička, L., & Landová, E. (2006). Yolk hormone levels in the synchronously developing eggs of *Paroedura picta*, a gecko with genetic sex determination. *Canadian Journal of Zoology*, 84(11), 1683–1687.
- Kubička, L., & Kratochvíl, L. (2009). First grow, then breed and finally get fat: Hierarchical allocation to life-history traits in a lizard with invariant clutch size. *Functional Ecology*, 23(3), 595–601.

- Lengkeek, W., Didderen, K., Côté, I. M., van der Zee, E. M., Snoek, R. C., & Reynolds, J. D. (2008). Plasticity in sexual size dimorphism and Rensch's rule in Mediterranean blennies (Blenniidae). *Canadian Journal of Zoology*, 86(10), 1173–1178.
- Lindell, L. E. (1994). The evolution of vertebral number and body size in snakes. *Functional Ecology*, 8(6), 708–719.
- Lindsey, C. C. (1975). Pleomerism, the widespread tendency among related fish species for vertebral number to be correlated with maximum body length. *Journal of the Fisheries Board of Canada*, 32(12), 2453-2469.
- Lovich, J. E., & Gibbons, J. W. (1992). The influence of attainment of maturity on sexual size dimorphism and adult sex ratio. *Oikos*, 56, 269–281.
- Lyson, T. R., Bever, G. S., Scheyer, T. M., Hsiang, A. Y., & Gauthier, J. A. (2013). Evolutionary origin of the turtle shell. *Current Biology*, 23(12), 1113–1119.
- Mason, R. T., & Parker, M. R. (2010). Social behavior and pheromonal communication in reptiles. *Journal of comparative physiology. A, Neuroethology, sensory, neural, and behavioral physiology*, 196(10), 729–49.
- McDowall, R. M. (2008). Jordan's and other ecogeographical rules, and the vertebral number in fishes. *Journal of Biogeography*, 35, 501–508.
- Miaud, C., Guyétant, R., & Faber, H. (2000). Age, size, and growth of the alpine newt, *Triturus alpestris* (Urodela: Salamandridae), at high altitude and a review of life-history trait variation throughout its range. *Herpetologica*, 56(2), 135–144.
- Montgomery, C., Mackessy, S., & Moore, J. (2003). Body size variation in the Texas Horned lizard, *Phrynosoma cornutum*, from Central Mexico to Colorado. *Journal of herpetology*, 37(3), 550–553.
- Mousseau, T. a. (1997). Ectotherms Follow the Converse to Bergmann ' s Rule. *Society for the Study of Evolution*, 51(2), 630–632.
- Müller, J., Scheyer, T. M., Head, J. J., Barrett, P. M., Werneburg, I., Ericson, P. G. P., ... Sánchez-Villagra, M. R. (2010). Homeotic effects, somitogenesis and the evolution of vertebral numbers in recent and fossil amniotes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 107(5), 2118–23.

- Narita, Y., & Kuratani, S. (2005). Evolution of the vertebral formulae in mammals: a perspective on developmental constraints. *Journal of experimental zoology. Part B, Molecular and developmental evolution*, 304(2), 91–106.
- Nussbaum, R. A., & Raxworthy, C. J. (2000). Systematic Revision of the Genus *Paroedura* Günther (Reptilia: Squamata: Gekkonidae): With the Description of Five New Species. Museum of Zoology, University of Michigan.
- Olsson, M., Shine, R., Wapstra, E., Uivari, B., & Madsen, T. (2002). Sexual dimorphism in lizard body shape: the roles of sexual selection and fecundity selection. *Evolution; international journal of organic evolution*, 56(7), 1538–1542.
- Parker, G. (1992). The evolution of sexual size dimorphism in fish. *Journal of Fish Biology*, 41 (Supple, 1–20.
- Pyron, R. A., Burbrink, F. T., & Wiens, J. J. (2013). A phylogeny and revised classification of Squamata, including 4161 species of lizards and snakes. *BMC Evolutionary Biology*, 13(1), 93.
- Roscito, J. G., & Rodrigues, M. T. (2013). A comparative analysis of the post-cranial skeleton of fossorial and non-fossorial gymnophthalmid lizards. *Journal of morphology*, 274(8), 845–58.
- Sebens, P. (1987). The ecology of indeterminate growth in animals, 18(1987), 371–407.
- Shine, R. (1991). Intersexual Dietary Divergence and the Evolution of Sexual Dimorphism in Snakes. *The American Naturalist*, 138(1), 103.
- Shine, R. (1994). Sexual Size Dimorphism in Snakes Revisited, (2), 326–346.
- Shine, R. (2000). Vertebral numbers in male and female snakes: The roles of natural, sexual and fecundity selection. *Journal of Evolutionary Biology*, 13(3), 455–465.
- Simon, C. A. (1976). Size Selection of Prey by the Lizard, *Sceloporus jarrovi*. *The American Midland Naturalist*, 96(1), 236–241.
- Simons, E. V., and J. R. Van Horn. "A new procedure for whole-mount alcian blue staining of the cartilaginous skeleton of chicken embryos, adapted to the clearing procedure in potassium hydroxide." *Acta Morphologica Neerlando-Scandinavica* 8.4 (1971): 281-292.

- Smith, C. (1990). Effects of Variation Body Size on Intraspecific Competition among Larval Salamanders. *Ecology*, 71(5), 1777–1788.
- Smith, G., & Ballinger, R. (1994). Temporal and spatial variation in individual growth in the spiny lizard, *Sceloporus jarrovi*. *Copeia*, 1994(4), 1007–1013.
- Stamps, J. A. "Sexual selection, sexual dimorphism, and territoriality." *Lizard ecology: studies of a model organism* (1983): 169-204.
- Starostová, Z., Kubicka, L., & Kratochvíl, L. (2010). Macroevolutionary pattern of sexual size dimorphism in geckos corresponds to intraspecific temperature-induced variation. *Journal of evolutionary biology*, 23(4), 670–7.
- Starostová, Z., Kubička, L., Golinski, A., & Kratochvíl, L. (2013). Neither male gonadal androgens nor female reproductive costs drive development of sexual size dimorphism in lizards. *The Journal of experimental biology*, 216(Pt 10), 1872–80.
- Taylor, W., & Van, D. (1985). Revised procedures for staining and clearing small fishes and other vertebrates for bone and cartilage study. *Cybium*, 9(2), 107–119.
- Tryjanowski, P., Sparks, T., Rybacki, M., & Berger, L. (2006). Is body size of the water frog *Rana esculenta* complex responding to climate change? *Naturwissenschaften*, 93(3), 110–113.
- Wassersug, R. J. (1976). A procedure for differential staining of cartilage and bone in whole formalin-fixed vertebrates. *Stain technology*, 51(2), 131–134.
- Wiens, J. J., & Slingluff, J. L. (2001). How lizards turn into snakes: a phylogenetic analysis of body-form evolution in anguid lizards. *Evolution; international journal of organic evolution*, 55(11), 2303–18.
- Yamahira, K., & Nishida, T. (2009). Latitudinal variation in axial patterning of the medaka (*Actinopterygii: Adrianichthyidae*): Jordan's rule is substantiated by genetic variation in abdominal vertebral number. *Biological Journal of the Linnean Society*, 96(4), 856–866.
- Yu, B.-G., Zheng, R.-Q., Zhang, Y., & Liu, C.-T. (2010). Geographic variation in body size and sexual size dimorphism in the giant spiny frog *Paa spinosa* (David, 1875) (Anura: Ranoidae). *Journal of Natural History*, 44(27-28), 1729–1741.