

UNIVERZITA KARLOVA V PRAZE
PŘÍRODOVĚDECKÁ FAKULTA
KATEDRA ZOOLOGIE

Evoluce pohlavní dvojtvárnosti u varanů

Bakalářská práce

Petra Frýdlová

Vedoucí práce: Doc. RNDr. Daniel Frynta, Ph. D.

Praha 2007

Tímto prohlašuji, že jsem tuto bakalářskou práci vypracovala samostatně s použitím uvedené citované literatury.

V Praze dne 22. srpna 2007

Petra Frýdlová

Poděkování

Děkuji mému tatínkovi za podporu a rozvíjení mého zájmu o zoologii, Petrovi za trpělivost a pomoc při sestavování této práce. Dále děkuji Petru Velenskému z Pražské zoologické zahrady za odvahu svěřit mi do péče nádherné varany mangrovové. Nakonec děkuji svému školiteli Danielu Fryntovi za krásné a zajímavé téma a jeho pomoc se zpracováním.

Abstrakt

Taxon *Varanoidea* je poměrně velmi studovanou skupinou plazů. Proto je zajímavé, že fenomén pohlavního dimorfismu zde není kupodivu vůbec probádán. Do dnešní doby jsem nezaznamenala existenci jakékoliv vědecké práce, která by se věnovala jeho vzniku a průběhu evoluce. Proto jsem se pokusila na základě literárních údajů zpracovat údaje k biologii této skupiny, které se týkají pohlavního dimorfismu (hlavně velikost, fylogenezi a sociální chování) a shrnout obecné hypotézy o dimorfismu, které by mohly vysvětlovat vznik pohlavního dimorfismu (vnitropohlavní selekce, Renschovo pravidlo, ekologické příčiny) u varanů. Pohlavní dimorfismus není u varanů příliš nápadný a u některých druhů se ani nevyskytuje. Vyhodnocením údajů k velikostem samců a samic jsem zjistila, že s rostoucí velikostí samce roste i velikost samice. Pro taxon *Varanoidea* jsem na základě nezávislých kontrastů statisticky ověřila, že zde platí v živočišné říši tolik rozšířené Renschovo pravidlo a pohlavní dimorfismus vysvětlují změny ve velikosti. Na sestrojený kladogram jsem si vymapovala výskyt pohlavního dimorfismu a rituálních soubojů. Sestavila jsem dva možné scénáře evoluce pohlavního dimorfismu u varanů. Parsimonnější je varianta, že ancestrálně byl taxon *Varaninae* dimorfní. Diskutuji též hypotézu, že existuje souvislost mezi výskytem pohlavního dimorfismu ve velikosti a výskytem rituálních soubojů samců.

Klíčová slova: *Varanoidea*, *Varaninae*, pohlavní dimorfismus, Renschovo pravidlo

Abstract

Varanoidea is very studied group of lizards. Because of this fact it is very interesting, that nobody has studied such a phenomenon like sexual size dimorphism (SSD) in varanids. I have not found any published scientific research which engaged a problem of origin and progress of sexual size dimorphism. Because of this I try to compile literature sources of biology of varanoid lizards connected with SSD (especially size, phylogeny and social behaviour) and summarize common theory about SSD which could be able to explain the origin of SSD (intrasexual selection, Rensch's rule, ecological reasons) in varanoid lizards. Sexual size dimorphism is not very conspicuous in varanids and in some species it does not exist. After evaluation of size of males and females I found that with increase of male size increases also female size. On the basis of independent contrasts I statistically verify in nature such a common Rensch's rule that changes in size are responsible for existence of sexual size dimorphism. I highlight the occurrence of sexual size dimorphism and ritual combats on the

phylogenetic tree. I put together two possible scenarios of evolution of sexual size dimorphism in varanids. The theory that varanids were dimorphic ancestrally is more parsimonious. At the end I discuss hypothesis that it exists some connection between the occurrence of SSD and male ritual combats.

Key words: *Varanoidea*, *Varaninae*, sexual size dimorphism, Rensch's rule

Obsah

1	Úvod	7
2	Biologie varanů	8
2.1	Klasifikace.....	8
2.2	Biologie <i>Varaninae</i>	8
2.2.1	Velikost	9
2.2.2	Smysly.....	10
2.2.3	Sociální chování	11
2.2.4	Rozmnožování.....	12
2.2.5	Determinace pohlaví	12
2.3	Biogeografie a fylogeneze.....	14
2.3.1	Biogeografie	14
2.3.2	Fylogeneze	15
3	Pohlavní dimorfismus	16
3.1	Přirozený výběr	17
3.2	Pohlavní výběr.....	17
3.2.1	Intrasexual selection	17
3.2.2	Intersexual selection.....	18
3.3	Fekunditní selekce (Fecundity selection).....	18
3.3.1	Náklady na reprodukci (Costs of reproduction).....	19
3.4	Velikost	20
3.4.1	Obecná pravidla.....	20
3.4.2	Velikost a pohlavní dimorfismus	21
3.5	Ekologické příčiny	22
4	Fylogenetická analýza evoluce pohlavního dimorfismu	23
4.1	Metodika.....	23
4.2	Výsledky.....	25
5	Závěr.....	32
6	Citace.....	33
7	Příloha	46

1 Úvod

Taxonu *Varaninae* je věnováno poměrně hodně vědeckých prací (Pianka et al. 2004; Bennett 1995; King & Green 1999). Bylo toho již mnoho napsáno k jejich fylogenezi (Böhme 1988; Fuller et al. 1998; Ast 2001; Ziegler et al. 2007), biogeografii (Hoffstetter 1968; Hecht 1975), morfologii (Branch 1982; Card & Kluge 1995), fyziologii (Bartholomew & Tucker 1964; Bennett 1973; Owerkowicz et al. 1999), ekologii (Auffenberg 1988; Pianka et al. 2004) i etologii (Bennett 1995; King & Green 1999, Thompson et al. 1992). Po prostudování dostupných literárních pramenů jsem však narazila na mezeru ve výzkumu této nádherné skupiny ještěřů, a to pohlavní dimorfismus. V literatuře se omezuje pouze na zmínky o velikosti samců a samic, nezabývá se však příčinami a trendy v jeho evoluci.

Ve své rešerši jsem zpracovala základní údaje k biologii varanů relevantní k dané problematice, s důrazem na témata, která se týká pohlavního dimorfismu ve velikosti (SSD). Tedy velikost, komunikaci a sociální chování, rozmnožování a určení pohlaví, a nakonec biogeografii a fylogenezi.

S tím související otázkou bylo, proč vlastně dimorfismus existuje a co ho udržuje v evoluci. V rešerši jsem se opět snažila vybrat spíše ty teorie, které by se mohly týkat skupiny *Varanoidea*.

V poslední části mé práce jsem pracovala s dostupnými daty k pohlavnímu dimorfismu u celého taxonu *Varanoidea*, aby bylo možné zpracovat fylogenetickou analýzu. Zahrnula jsem tedy i skupinu *Helodermatidae*, která je sesterská taxonu *Varanidae* (Zug et al. 2000). Bohužel k sesterské skupině varanů *Lanthanotinae* neexistují data, protože o této skupině se téměř nic neví, proto jsem ji nemohla do analýzy zahrnout.

Cílem bylo odhalit trend pohlavního dimorfismu v taxonu *Varanoidea*. Porovnáním velikostí samců a samic zjistit, jaký je jejich vztah a zda zde platí Renschovo pravidlo (Rensch 1959 ex Fairbairn 1997).

Velmi mě zajímalo, jaký byl pravděpodobný ancestrální stav pohlavního dimorfismu. Na kladogramu jsem si vymapovala výskyt pohlavního dimorfismu a snažila se sestavit možné scénáře průběhu evoluce pohlavního dimorfismu ve velikosti.

Nakonec jsem si na jediný kladogram vyznačila současně výskyt pohlavního dimorfismu a rituálních soubojů a zjišťovala, zda je mezi nimi nějaká zjevná souvislost.

2 Biologie varanů

2.1 Klasifikace

Taxon *Varanoidea* zahrnuje skupinu *Helodermatidae* a jim sesterskou skupinu *Varanidae*. Skupina *Varanidae* zahrnuje dva taxony *Lanthanotinae* a *Varaninae*. *Varaninae* obsahují pouze jeden rod *Varanus*, který zahrnuje devět podrodů (Zug et al. 2000).

2.2 Biologie *Varaninae*

Za zakladatele systematiky této skupiny se považuje Robert Mertens, který o ní napsal první monografie (Pianka et al. 2004). V cizojazyčné literatuře se spíše než latinský název *Varanus* používá termín monitor lizard. Toto slovo je odvozeno od latinského „monere“, což znamená varovat. Věřilo se totiž, že varani varovali před krokodýli (Pianka et al. 2004). Rodové jméno *Varanus* pochází z arabského slova „ouaran“, což znamená ještěr. Toto slovo pravděpodobně splynulo s německým slovesem „warane“, varovat (Pianka et al. 2004).

V porovnání s většinou ostatních plazů jsou varani relativně dost velcí. Ačkoliv jsou samozřejmě ektotermní, jejich velikost jim může udělovat jistý stupeň vnitřní homoiotermie. To jim umožňuje udržovat stabilnější a vyšší teplotu těla. Ale jejich velikost s sebou zároveň nese menší schopnost zbavovat se přebytečného tepla během teplejších období (Pianka et al. 2004). Dnes žijící varani se živí poměrně rozmanitou potravou zahrnující hmyz, koryše, plže, ryby, obojživelníky, plazi, ptáky, jejich vejce a samozřejmě i savce (Pianka et al. 2004). K extrémní strategii došli *V. olivaceus* (Auffenberg 1988) a *V. mabitang* (Pianka et al. 2004) živící se ovocem. Tato skupina patří mezi evolučně velmi úspěšné plazy. K tomu pravděpodobně přispěl i fakt, že mají v porovnání s ostatními plazy rychlejší metabolismus (Bartholomew & Tucker 1964). Během aktivity může jejich rychlost metabolismu dosáhnout až bazální úrovně savců, protože krev neztrácí tak rychle schopnost přenášet kyslík, jako u jiných plazů (Bennett 1973). Proto mohou být varani více aktivní a neunaví se tak rychle jako ostatní plazi stejné velikosti. Jejich krční obratle jsou totiž protažené, to způsobuje větší délku krku, a tedy možnost získání většího objemu vzduchu při nádechu. Varani využívají pro nádech tzv. jícnovou pumpu místo rozpínání hrudního koše používané ostatními plazy (Owerkowicz et al. 1999).

Varani obsadili široké spektrum biotopů od pouští, přes savany, husté lesy až po mangrovové močály. Vyskytují se zde druhy akvatické, semiakvatické, terestrické, semiarboreální až plně arboreální (Pianka et al. 2004).

2.2.1 Velikost

Velikost těla je jeden z prvních údajů, který se dovíme o daném druhu. Je tedy jedním z nejdůležitějších a nejlépe pozorovatelných znaků (Peters 1983 ex Gould 2004) a pro pohlavní dimorfismus hlavní veličinou. Velikost těla má velký vliv na celkovou biologii organismu (Schmidt-Nielsen 1984 ex Lavers 2003). Varani jsou morfologicky extrémně konzervativní skupina. Je zde i veliká podobnost jejich ekologie (Shine 1986). Obecně jsou všechny druhy kromě frugivorního druhu *V. olivaceus* (Auffenberg 1988) a *V. mabitang* (Pianka et al. 2004) aktivními predátory a živí se převážně stejnou potravou (Losos & Green 1988). Také jejich reprodukční cykly se příliš neliší v načasování (King & Green 1979). Avšak navzdory těmto podobnostem, vykazují varani velikou variabilitu ve velikosti těla (Pianka 1995) od 0,2 m u nejmenšího druhu (*V. brevicauda*) až po neuvěřitelné 3 m u největšího (*V. komodoensis*; Bennett 1995). Mnoho fosilních nálezů varanů sdílí stejný stavební plán jako dnes žijící druhy, což svědčí o konzervatizmu této skupiny (Pianka 1995).

Velikost těla lze definovat pomocí hmotnosti či u plazů velmi často používaným rozměrem celkové délky těla, TOL (total length) - od rostra ke konci ocasu nebo SVL (snout - vent length) - od rostra ke kloace. Obvykle je hmotnost úzce korelovaná se SVL (Blob 2000). Ale hmotnost těla je zároveň velmi ovlivněna metabolismem, nutričními a reprodukčními faktory (Smith et al. 1995; Wikelski et al. 1997). Pro varany se používá častěji údaj SVL právě proto, že je mnohem méně ovlivnitelný ekologickými faktory.

Jaká velikost byla však u varanů ancestrální? Historicky byly navrženy dvě teorie. První navrhuje, že předek varanů byl malý (jako *Lanthanotus*) a během evoluce se některé druhy zvětšovaly, což je konzistentní s Copeovým pravidlem. Velký druh má méně predátorů a širší potravní spektrum. Druhá teorie tvrdí, že ancestrální druh byl spíše středně velký, u některých se vyvinul gigantismus (*Megalania prisca*, *Varanus komodoensis*), ostatní se zmenšovali (Pianka 1995).

Většina nalezených fosilií je více než 65 milionů let stará a odhad velikosti těchto tvorů (SVLs > 1 m) svědčí pro druhou navrženou hypotézu, tedy že ancestrální byla středně veliká velikost. Proč ale pak následovala v Austrálii rozsáhlá adaptivní radiace malých forem varanů kladu *Odatria*? A proč se na zbylém území rozšíření varanů vyvinuly malé formy jen jednou (*prasinus* komplex) (Pianka 1995)? Storr (1964) navrhuje, že varani dorazili na australský kontinent v době, kdy zde ještě nebyly obsazeny všechny niky karnivorů, tudíž na ně byl vyvíjen nižší predační tlak a zároveň byla menší kompetice o zdroje potravy. Z toho ihned vyplývá otázka, co za predátory obývalo území, které následně obsadili varani.

Australští varani se vyvíjeli vedle velkých vačnatých predátorů, jakým byl například tasvánský čert či vakovlk (Hecht 1975). Flannery (1993) tvrdí, že v Austrálii díky nízké a nepredikovatelné produktivitě mohli být zvýhodněni ektotermní karnivoři nad endotermními. Varani jsou dnes v Austrálii v mnohých oblastech jedinými velkými predátory (Bennett 1995). V Africe a Asii nedošlo k tak velké adaptivní radiaci, protože se zde nachází mnoho drobných savčích predátorů (Pianka 1995).

Fosilní nálezy silně podpořené fylogenetickou analýzou (Ast 2001) tedy svědčí pro středně veliké předky dnešních varanů (Gould & MacFadden 2004).

Thompson a Pianka (2001) zjistili, že velikost těla velmi ovlivňuje reprodukční strategii druhu, více než fylogeneze. Maximální SVL je pozitivně korelovaná s hmotností vejce, velikostí snůšky, hmotností snůšky, SVL a hmotností juvenilů a maximální SVL dospělců.

2.2.2 Smysly

Čich a chuť splývá u varanů v jedno a je pro ně tím nejdůležitějším smyslem. Hraje významnou roli v sociálním chování a ve shánění potravy. Jejich jazyk je mnohem více přizpůsobený k rozpoznání pachu než u ostatních plazů. U většiny zastává pouze funkci smyslovou, ačkoliv existují druhy, které používají jazyk k chytání hmyzu. Nejdůležitějším čichovým orgánem je párový Jacobsonův orgán umístěný blízko špičky rostra. Během aktivity varani neustále vystrkují svůj dlouhý rozeklaný jazyk a nabírají na něj molekuly pachu ze vzduchu, které pak přenáší k Jacobsonovu orgánu (Smith 1986).

Zrak je u varanů také velmi dobře vyvinutý. Používají ho jednak pro hledání potravy, k detekci predátora a také v sociálním chování ke komunikaci pomocí postojů, čímž dávají najevo svůj sociální status. Oči jsou umístěny po straně hlavy, oční bulva nemůže rotovat, takže varani musí otáčet celou hlavou, aby se mohli podívat okolo. Na rozdíl od hadů mají varani oční víčka a k tomu ještě tenkou ochrannou blanku, která se pohybuje velmi rychle horizontálně přes oko (Bennett 1995). Varani nejsou schopni vidět za tmy, proto je většina aktivity vyhrazena na den. Výjimku tvoří teplé, měsícem ozářené noci, kdy mohou varani výjimečně vyrazit za potravou (Auffenberg 1981).

Sluch není pro varany příliš důležitým smyslem. Uši nejsou moc dobře vyvinuty, a tak ačkoliv varani slyší, nezdá se, že by se na tento smysl příliš spoléhali při lovu či při komunikaci s ostatními. I přes to vydávají varani zvuky, jako je syčení či jakési kašlán (Bennett 1995).

Varani reagují na hmatové podněty. Dotyk využívají při soubojích či při námluvách, jsou to tedy důležité stimuly pro jejich sociální chování (Bennett 1995).

2.2.3 Sociální chování

Varani nejsou sociální zvířata. K jejich shromáždění dochází jen z důvodu nějakého zdroje, ať už je představován potravou, vodou či reprodukčním partnerem (Bennett 1995). Existuje zde výjimka, kdy *V. exanthematicus* může žít v koloniích (Pianka et al. 2004). Obvykle se ale tedy pohybují samostatně a často se sobě i navzájem vyhýbají. Změna nastává jen během reprodukčního období. Nejsou teritoriální, pohybují se ve svém home range, které je často tak velké, že ani nemají příležitost se s někým potkat (Bennett 1995).

Velmi zajímavý je výskyt rituálních soubojů, kterými se zabývá většina velkých druhů varanů (*V. albigularis*, *V. bengalensis*, *V. dumerili*, *V. giganteus*, *V. gouldii*, *V. indicus*, *V. komodoensis*, *V. mertensi*, *V. niloticus*, *V. olivaceus*, *V. panoptes*, *V. salvadorii*, *V. salvator*, *V. spenceri* a *V. varius*)(King & Green 1999 ex Pianka et al. 2004). Rituální souboje by mohly ovlivňovat pohlavní dimorfismus. Větší samec by mohl mít větší šanci, že v souboji vyhraje, získá samici a zvýší si tak svoji fitness.

Samci při rituálním souboji stojí ve vzpřímené poloze na zadních nohou a opírají se o ocas, hrud' mají vzájemně přitlačenou k sobě a zápasí s předními nohama ovinutými kolem soupeře. Takto v objetí se samci přetlačují a snaží se druhého zbavit rovnováhy. Mnohdy skončí oba na zemi a pokračují v souboji. Vzájemně zaklesnutí jakoby válí sudy. Pak někdy, ne však u všech druhů, vítěz kousne poraženého (Thompson et al. 1992). Podobnými souboji se zabývají i samci příbuzné skupiny *Helodermatidae*, což s velkou pravděpodobností svědčí pro to, že tyto souboje jsou primitivním znakem, vyskytujícím se již u předků skupiny *Varanoidea* (Beck et al. 1995). Někdy se vyskytuje podobný souboj mezi samicemi, jeho důvod však zůstává neobjasněn. Odlišné souboje se vyvinuly u menších australských druhů varanů podrodu *Odatria*. Během tohoto rituálního souboje mají k sobě přitisknutou nejen hrud', ale i břicha. Objímají se vzájemně i předními končetinami a ocasy mají propletené. Nestojí proti sobě na zadních nohou, nýbrž rovnou válejí sudy po zemi. Opět někdy může vítěz kousnout poraženého (Murphy & Mitchell 1974; Thompson et al. 1992).

Hadi mají mnoho podobných znaků s varany, typ a výměnu zubů, strukturu lebky, rozeklaný jazyk a právě ty souboje, které jsou velmi podobné (Lee 1997). Dlouho byl předpokládán blízký fylogenetický vztah mezi hady a varany a poslední kladistické studie tuto domněnku potvrzují (Kequin & Norell 2000).

2.2.4 Rozmnožování

Všechny druhy varanů kladou vejčká. Frekvence kladení závisí primárně na podnebí, ve kterém žijí. U většiny druhů se páření a kladení vajec objevuje jen během několika měsíců roku, avšak u tropických druhů může být velmi prodlouženo (Horn 1991 ex Bennett 1995). U některých druhů si může samice uchovávat spermie až tři měsíce (Card 1993 ex Bennett 1995). Velmi zajímavý je výskyt partenogeneze, který byl nedávno prokázán u *V. komodoensis* (Watts et al. 2006). Samice musí na rozdíl od samce vynaložit obrovské množství energie na produkci vajčček. Proto jsou samice často méně aktivní, rostou pomaleji a dosahují menších velikostí (Bennett 1995). Vajčká jsou kožovitá a velmi náchylná k vysychání. Proto musí být kladena do hnízda, které jim poskytne nutné teplo a vlhkost. Hnízda varanů jsou velmi dobře ukryta. Samice věnuje hodně času jeho hledání a dokonce je odhodlaná o něj bojovat s ostatními samicemi. Po nakladení mohou hnízdo ještě pár dní hlídat. U několika druhů jsou vejce kladena do aktivního termitiště, což je pro vajčká výborný inkubátor. Z dosud neznámých důvodů termity vajčká nezničí (Bennett 1995).

2.2.5 Determinace pohlaví

Varani jsou svým vzhledem často monomorfní, to znamená, že je problém rozeznat u nich pohlaví (Pianka et al. 2004). Tento fakt zdá se být velkým problémem, protože pro studium pohlavního dimorfismu je nutné mít možnost spolehlivě a mnohdy rychle a v terénu určit pohlaví. Existuje několik více či méně úspěšných praktik, a to velikost hlavy, palpance za kloakou, počet šupin za kloakou, laterální postanální šupiny, sondování, etologické pozorování, analýza hladiny hormonů, ultrazvuk, endoskopie, rentgen a nejlépe kombinace více metod (Pianka et al. 2004).

1. Velikost hlavy - samci by měli být rozeznatelní díky větší šířce a mohutnosti hlavy. Tato technika není příliš spolehlivá a vyžaduje velice zkušeného pozorovatele (Pianka et al. 2004).

2. Palpance - při stisknutí ventrální oblasti těsně za kloakou by mělo dojít k everzi hemipenisů u samců. Tato technika u jiných plazů často a úspěšně využívána v tomto případě také není příliš spolehlivá, protože u některých druhů vůbec nedochází k everzi, u jiných převážně akvatických a semiakvatických druhů jsou v oblasti palpance velmi silné svaly zabraňující vyvinutí potřebného tlaku pro everzi hemipenisů (Mayes et al. 2005).

3. Počet šupin za kloakou - u druhu *V. bengalensis* byl objeven vztah mezi pohlavím a počtem šupin za kloakou. Tato metoda ovšem také nebyla příliš spolehlivá (Auffenberg 1981).

4. Laterální postnanální šupiny - u některých druhů byly objeveny u samců unikátní šupiny viditelné z laterální strany na bázi ocasu. Tento znak je však velmi variabilní a vyskytuje se jen u pár druhů (*V. tristis*, *V. storri*)(Flugi 1990 ex Pianka et al. 2004).

5. Sondování - podle hloubky váčků hemipenisů a hemiklitorisů není určování pohlaví u varanů příliš spolehlivé (Horn & Visser 1988 ex Pianka et al. 2004), což je zajímavé, protože tato metoda je velmi úspěšně používána u fylogeneticky blízkých hadů.

6. Etologické pozorování - tuto metodu může použít pouze velmi zkušený chovatel. Obecně samice chované v lidské péči bývají více plaché než samci, samci mnohdy ihned po nabídnutí přijímají potravu (Pianka et al. 2004).

7. Analýza hladiny hormonů - tato metoda využívá měření hladiny hormonů, a to testosteronu a estrogeneru v krevní plasmě. Nelze ji tedy běžně využít v terénu a u hodně malých zvířat, protože je potřeba odebrat krev. Byla zatím experimentálně používána jen u velkých druhů varanů například *V. komodoensis* (Judd et al. 1977 ex Pianka et al. 2004) či *V. mertensi*. Tato metoda může být v kombinaci s použitím dalších poměrně velmi úspěšná (Mayes et al. 2005).

8. Ultrazvuk - touto metodou lze vyšetřit nejen vnitřní orgány varanů, ale zjistit také přítomnost folikulů a vajíček u samic, výhodou je, že je neinvazivní a může být prováděna opakovaně. Přesto tato metoda není naprosto spolehlivá a vyžaduje zkušeného veterinárního lékaře. Byla již vyzkoušena u *V. indicus* (Schildger 1992 ex Pianka et al. 2004), *V. albigularis* (Morris & Alberts 1996 ex Pianka et al. 2004), *V. komodoensis* (Hildebrandt et al. 1996 ex Pianka et al. 2005).

9. Endoskopie - na rozdíl od předchozí metody je tato invazivní a zvíře při ní musí být v anestezii. Přesto je dnes velmi vyhledávaným způsobem určení pohlaví nejen u varanů. Byla úspěšně použita u velkého počtu druhů (*V. acanthurus*, *V. gilleni*, *V. prasinus*, *V. storri*, *V. timorensis*, *V. tristis*, *V. bengalensis*, *V. doreanus*, *V. dumerili*, *V. exanthematicus*, *V. gouldii ssp.*, *V. griseus ssp.*, *V. indicus ssp.*, *V. mertensi*, *V. niloticus*, *V. rudicollis*, *V. salvadorii*, *V. salvator cumingi* a *V. varius*)(Schildger & Wicker 1992 ex Pianka et al. 2004).

10. Rentgen - touto neinvazivní metodou lze identifikovat semiadultní a adultní samce varanů. Na rentgenovém snímku se u samců objeví mineralizované kůstky hemipenisů. Pianka et al. (2004) uvádí, že touto metodou bylo úspěšně určeno pohlaví u *V. prasinus*, *V. komodoensis*, *V. doreanus* a *V. varius*, tyto výsledky ještě nebyly opublikovány v odborné literatuře a uvádí je jen na základě osobní komunikace. Nevýhodou této metody je, že není použitelná pro identifikaci samičího pohlaví a u mláďat, protože k osifikaci dochází až

v určitém věku. Zatím se předpokládá, že kůstky hemipenisů mají mineralizované všichni dospělí samci varanů (Pianka et al. 2004).

Problematika určení pohlaví u varanů je tedy poměrně značná. Jasnými a až na výjimky exaktními metodami se ve výsledku jeví ultrazvuk, endoskopie a rentgen. Mayes et al. (2005) doporučuje vždy kombinovat možné dostupné techniky pro úspěšné určení pohlaví.

2.3 Biogeografie a fylogeneze

V současné době existují dvě teorie o původu varanů. Jedna z nich předpokládá, že se poprvé objevili v Laurasii a odtud se rozšířili do Afriky a Austrálie (Hoffstetter 1968). Druhá naopak vychází z toho, že varani jsou gondwanského původu a odtud se rozšířili do ostatních oblastí (King et al. 1991 ex Fuller et al. 1998).

Mnoho let byla přijímána pouze teorie o původu z Laurasie, kde se varani objevili přibližně před 65 miliony lety (Hoffstetter 1968). Odtud pak pronikli během pozdního terciéru do Afriky (Branch 1982) a Austrálie (Cogger 1981 ex Pianka et al. 2004). Tuto teorii podporují nejstarší fosilní nálezy ze Severní Ameriky, Evropy a Mongolska a zároveň fakt, že v Eurasii se vyskytuje nejvíce podrodů (Hecht 1975). Gondwanský původ byl zanedbávaný, protože se varani vůbec nevyskytují v Jižní Americe.

Na základě pokusů s fixací mikrokomplementu byla navržena teorie gondwanského původu. Bylo zjištěno, že australští varani jsou přinejmenším difyletičtí. Proto se jeví na základě parsimonie jednodušší gondwanský původ než dvojí invaze z Asie. Zároveň se v Austrálii vyskytuje nejvyšší počet druhů varanů (King et al. 1991 ex Fuller et al. 1998). Toto je však v rozporu s fylogenetickým stromem.

Na základě nových fylogenetických poznatků spojených s poznatky z paleontologie dnes převažuje názor, že taxon *Varaninae* má své kořeny ve starém světě, tedy že vznikl před více než 65 miliony let v Laurasii a následně se rozšířil do Afriky a Austrálie, na kontinenty gondwanského původu (Fuller et al. 1998).

2.3.1 Biogeografie

Taxon *Varanoidea* obsahuje dva žijící druhy z nového světa, *Heloderma horridum* a *Heloderma suspectum*; endemita z Bornea, *Lanthanotus borneensis*; a skupinu varanů ze starého světa, *Varanus* (Zug et al. 2000). Dnes je rozeznáváno více než 60 druhů varanů a na základě molekulárních studií mitochondriální 16S rRNA jsou nadále popisovány nové druhy (Ziegler et al. 2007). Ty se vyskytují v Africe (africké druhy); centrální a jižní Asii, na malajských a indonéských ostrovech (indoasijské druhy); na Papuy Nové Guiney a v Austrálii

(indoaustralské druhy). Tomuto zoogeografickému rozšíření odpovídají fylogenetické vztahy této skupiny (Pianka et al. 2004).

2.3.2 Fylogeneze

Mnoho let se vědci pokoušeli různými způsoby zjistit vývoj a historii tohoto taxonu. Již v roce 1942 navrhl R. Mertens taxonomii této skupiny. V roce 1975 byl zkoumán karyotyp (King & King 1975). Morfologií samčích pohlavních orgánů se zabýval jako první v roce 1982 W. R. Branch. Po něm následovali W. Böhme (1988) a W. Card & A. G. Kluge (1995). Ekologické a fyziologické charakteristiky porovnával J. B. Losos & H. W. Green (1988). Na základě morfologie plic se pokoušel zjistit příbuznost varanů H. O. Becker (1991). Fixací mikrokomentu se zabýval Baverstock et al. (1993) a Fuller et al. (1998). Všechny tyto studie se však nakonec lišily svými závěry a nebylo dosaženo žádného konečného konsenzu.

Až v roce 2001 díky výzkumu J. C. Ast byly konečně objasněny vztahy v tomto taxonu, a to na základě sekvenace tRNA. V molekulárních studiích se pokračuje i nadále (Ziegler et al. 2007).

Rod *Varanus* je s velkou pravděpodobností monofyletický. Byla zjištěna blízká příbuznost rodu *Varanus* a *Lanthanotus* a monofyletičnost taxonu *Varanoidea*, obsahujícího rody *Heloderma*, *Lanthanotus* a *Varanus*. Uvnitř rodu *Varanus* jsou jasně vymezené tři hlavní linie: africká, indoasijská a indoaustralská. Africké druhy jsou sesterské zbylým dvěma skupinám. Indoasijská skupina je sesterská indoaustralskému kladu. Indoasijská skupina pravděpodobně není monofyletická. Obsahuje dvě rozdílné skupiny. První skupina zahrnuje dvě ekologicky rozdílné skupiny, a to terestrické, komplex *bengalensis* a vodní, komplex *salvator*. Druhá skupina vyčleňuje zvlášť herbivorní druh, komplex *olivaceus* a k němu dvě sesterské skupiny, arboreální, komplex *prasinus* a mangrovové, komplex *indicus*. Komplex *indicus* tvoří jasně odlišenou linii obsahující druhy, které byly dříve považovány za poddruhy *indicus*. Silnou podporu má hypotéza, že indoaustralská skupina je jediná linie, uvnitř které jsou rozeznatelné tři hlavní klady. *V. varius* vyskytující se ve východní Austrálii není blízce příbuzný velkým australským druhům. Naopak má blíže ke kladu obsahujícímu *V. komodoensis* a *V. salvadorii*. Tento komplex je sesterský australským endemitům, komplexu *gouldii* a malým druhům podrodu *Odatria* (Ast 2001).

Díky rozřešení fylogenetických vztahů tohoto taxonu mám možnost na základě sestaveného kladogramu provést fylogenetickou analýzu pohlavního dimorfismu ve velikosti a rituálních soubojů.

3 Pohlavní dimorfismus

Jak nejjednodušeji definovat pohlavní dimorfismus? Pohlavní dimorfismus je, když příslušníci jednoho pohlaví jsou v průměru větší než příslušníci pohlaví opačného. Nezanedbatelné je, že to opravdu platí v průměru. Může se tedy stát, že to bude i naopak. Toto je tedy definice pro laiky. Přesněji však je pohlavní dimorfismus definovaný jako morfologická rozdílnost mezi pohlavně dospělými samci a samicemi a je nápadně pozorovatelným jevem u dvoudomých rostlin a u živočichů s odděleným pohlavím (Darwin 1871; Fairbairn 1997).

Pohlavní dimorfismus ve velikosti (SSD - sexual size dimorphism), dále už jen pohlavní dimorfismus, je široce rozšířený ve světě živočichů i rostlin (Fairbairn 1997). Již Charles Darwin si všiml nápadného rozdílu ve velikosti těla a jiných znacích mezi samci a samicemi (Darwin 1859, 1871). Vztaheno k živočišné říši na světě převládá trend větší velikosti samice, hlavně u bezobratlých a ektotermních organismů. U ptáků a savců bývá obvykle větší samec (Abouheif & Fairbairn 1997). Proč ale vzniknul fenomén pohlavního dimorfismu? Jako první se evoluci a udržení pohlavního dimorfismu pokusil vysvětlit Charles Darwin. Hypotéza fekunditní selekce (fecundity selection) a pohlavního výběru (sexual selection) (Darwin 1859, 1871) jsou dnes z většiny přijímány a pravděpodobně jsou hlavními příčinami vzniku pohlavního dimorfismu (Blanckenhorn 2000; Kingsolver & Pfennig 2004). Větší velikost těla obvykle zvýší pravděpodobnost úspěchu v páření díky vnitropohlavní kompetici (obvykle samčí souboj) nebo díky výběru samice (Darwin 1871). Samičí reprodukční úspěch, obvykle velikost snůšky, velikost vajec či přímo velikost mláďat, typicky roste s velikostí samice (Darwin 1871).

Během následujících let, tj. celé dvacáté století, vědci zkoumali zajímavý jev pohlavního dimorfismu a postupně přicházeli na to, že celá problematika bude složitější. Darwinovo vysvětlení je geniálním základním stavebním kamenem, ale s pohlavním dimorfismem se musí zacházet jako s komplexním jevem a zahrnout tedy všechny vnější i vnitřní okolnosti jeho vzniku a vývoje.

Pohlavní dimorfismus se může lišit uvnitř stejně jako mezi jednotlivými taxony. Dokonce není neobvyklé, že se pohybuje od větších samců až po větší samice mezi druhy uvnitř jedné skupiny (Reiss 1986). Výzkum dnes naznačuje, že pohlavní dimorfismus odráží adaptace samců a samic na jejich odlišné role v reprodukci (Fairbairn 1997).

3.1 Přirozený výběr

Přirozený výběr podporuje ty organismy, jež mají schopnosti, které zvýší relativní počet přežívajících a rozmnožujících se potomků v porovnání s ostatními v populaci (Darwin 1859). Může však být někdy v rozporu s pohlavním výběrem. Pohlavní výběr totiž může selektovat znaky, které jsou pro rozmnožování výhodné, mohou však být velmi energeticky náročné a dokonce snižovat životaschopnost jeho nositele (Owen-Smith 1993).

3.2 Pohlavní výběr

Pohlavní výběr vychází z rozdílnosti v úspěchu v páření. Zatímco samičí fitness (relativní počet potomků) je závislá na tom, kolik vyprodukuje vajíček, samčí fitness závisí na tom, kolik získá samic k oplodnění (Trivers 2002). Může se vyskytovat jako vnitropohlavní výběr (intrasexual selection)(například soutěž mezi členy stejného pohlaví o přístup k pohlaví opačnému) či jako mezipohlavní výběr (intersexual selection)(vztahuje se ke znakům, které jedno pohlaví obecně preferuje u druhého)(Cox et al. 2003).

3.2.1 Intrasexual selection

Obvykle mezi sebou bojují samci o samice. V tomto případě bývá ve výhodě větší samec. Nejde jen o výhodu velikosti. Může se to projevit i ve velikosti zbraní, kterými se bojuje, což může být hlava, zuby, rohy a podobně (Darwin 1871; Shine 1978). U varanů se tento jev objevuje. Varani se věnují tzv. rituálním soubojům, popsáným v podkapitole sociální chování (Thompson et al. 1992). Ten, kdo vyhraje získává i privilegium pářit se. U samic se obecně předpokládá, že větší samice jsou schopné lépe kompetovat o limitované zdroje a dosáhnout díky tomu většího reprodukčního úspěchu, například přivést na svět větší počet mláďat (Ralls 1976).

V přírodě tedy převažuje trend většího pohlaví. Není to jen důsledek pohlavního výběru, nýbrž větší jedinec může jednodušeji chytit kořist a uniknout predátorovi (Benton 2002 ex Kingsolver & Pfenning 2004), kompetovat o zdroje (Bonner 1988 ex Kingsolver & Pfenning 2004) či odolat extrémním podmínkám prostředí (Peters 1983 ex Kingsolver & Pfenning, 2004). Ačkoliv tedy převažuje selekce velkých samců, může se vyskytnout i opačný trend. Menší samci totiž mohou být hbitější a pohyblivější během námluv, hledání partnera, chránění teritoria a například během shánění potravy pro mláďata, což vede ke zvýšení reprodukčního úspěchu (Banks & Thompson 1985; Neems et al. 1998). To však není případ varanů. Zde je buď velikost obou pohlaví stejná či je samec o trochu větší a robustnější (Pianka et al. 2004).

Podle mnoha autorů hraje u plazů vnitropohlavní výběr hlavní roli. Proto je samčí velikost obvykle korelovaná s mírou reprodukčního úspěchu, jako je počet samic v teritoriu, počet kopulací či počet potomků (Ruby 1984; Anderson & Vitt 1990; Olsson 1992). Naproti tomu v modelu mnohonásobné regrese Cox uvádí, že teritorialita a samčí agrese je také korelovaná s pohlavním dimorfismem, ale vysvětluje pouze necelých 25% jeho evolučních změn v rámci sesterských taxonů, které se liší v ohledu na teritorialitu a agresi. Vnitropohlavní výběr tedy má vliv na pohlavní dimorfismus u plazů, ale současná srovnávací data přináší pouze slabou podporu pro tuto hypotézu jako pro obecné vysvětlení pohlavního dimorfismu u této skupiny (Cox et al. 2003).

3.2.2 Intersexual selection

Když se mluví o mezipohlavním výběru, v naprosté většině se myslí výběr samce samicí. Samice si obvykle vybírá větší samce (Cooper & Vitt 1993; Fairbairn 1997). Druhá varianta, že by si samec vybíral samici, není příliš častá, protože v přírodě se vyskytuje jen zřídka (Blanckenhorn 2005). Je očekávána v případech, že mají pohlaví vyměněné role, ale také ne vždy (Bonduriansky 2001). U plazů byla jen velmi zřídka zdokumentována samičí preference větších samců (Tokarz 1995). Hraje zde tedy minoritní roli a vyskytuje se jen u pár druhů (Cooper & Vitt 1993; Censky 1997).

3.3 Fekunditní selekce (Fecundity selection)

Obecně se předpokládá, že větší samice je ve výhodě, protože dosáhne většího reprodukčního úspěchu, protože je schopna vyprodukovat více potomků (Darwin 1871). Na první pohled se zdá, že je zde jediná podmínka fungování tohoto modelu. Plodnost, například velikost snůšky, se musí zvětšovat s velikostí samice. Tato podmínka obecně platí u většiny bezobratlých a ektotermních obratlovců (Tilley 1968; Ridley & Thompson 1979). Nejjednodušším vysvětlením je, že velká samice má uvnitř těla větší prostor na přenášení vajíček či embryí (Williams 1966 ex Shine 1988). Velikost vrhu či snůšky je méně korelovaná s velikostí samice u endotermních obratlovců (Ralls 1976).

Hlubším rozbořením této hypotézy však byly objeveny vážné nedostatky a chyby (Shine 1988). Spíše než zvětšovat úspěch v jednom jediném současném rozmnožování, by se měl v evoluci vyvíjet znak, který by podporoval co nejdelší dobu rozmnožování. Jsou tady tedy dvě strategie, začít se rozmnožovat co nejmladší a mít za život co nejvíce snůšek, anebo rozmnožování odložit a dorůst do větší velikosti, kde je pak výhoda větší velikosti snůšky. Pokud jsou dostupné zdroje a energie limitujícími, samice se musí sama rozhodnout, zda

investovat radši do růstu či rozmnožování. Jakákoliv alokace energie do růstu omezuje alokaci do rozmnožování. Velká samice tedy musela odložit reprodukci. Tam, kde je velikost dospělce nezávislá na dostupnosti energie, samice volí optimální strategii co nejdříve doby rozmnožování. Ihned po dosažení pohlavní dospělosti zastavuje růst a veškerou dostupnou energii investuje do potomstva. Zvětšování velikosti těla se jí vyplatí pouze pokud to zvýší její naději na přežití či dostupnost širší nabídky kořisti (Shine 1988). U samic varanů se zdá, že při dosažení pohlavní dospělosti při nejmenším růst zpomalují a investují radši do rozmnožování. Počet vajíček a snůšek je variabilní a záleží na velikosti samice, současném fyzickému stavu a na lokálních podmínkách (Horn 1991 ex Bennett 1995).

Z výše uvedeného vyplývá, že model výhodnosti plodnosti (fecundity-advantage model) by se měl použít pouze u organismů, které nemají limitované zdroje energie, toto se však v přírodě velmi těžko určuje (Shine 1988).

Pravděpodobně by se měly do modelu fekunditní selekce zahrnovat kromě vyššího počtu mlád'at ještě další aspekty. Například že větší samice má větší a tudíž s velkou pravděpodobností i životaschopnější mlád'ata, či že se rozmnožuje častěji. Toto je asi důvod, proč i samice s invariantní velikostí snůšky jsou obvykle větším pohlavím (Shine 1988). Testování hypotézy častějšího rozmnožování větších samic je poměrně složité a je z většiny založeno na ekologických rozdílnostech mezi samicemi různých velikostí, záleží na příjmu energie a životaschopnosti větší samice (Shine 1988).

Richard Shine se ve své kritické práci o fekunditní selekci nesnaží vyvrátit Darwinův model, jen naznačuje, že je jeho aplikace použitelná jen pro omezený počet druhů (Shine 1988). V modelu mnohonásobné regrese Cox et al. (2003) uvádí, že pohlavní dimorfismus je pozitivně korelovaný s velikostí snůšky, ale evoluční změny ve velikosti snůšky vysvětlují méně než 8% variability pohlavního dimorfismu. Fekunditní selekce tedy má vliv na pohlavní dimorfismus u plazů, ale současná srovnávací data přináší pouze slabou podporu pro tuto hypotézu jako pro obecné vysvětlení dimorfismu u této skupiny (Cox et al. 2003).

3.3.1 Náklady na reprodukci (Costs of reproduction)

Většina vysvětlení pro rozdíly ve velikosti mezi pohlavími se zaměřuje na zvýšení reprodukčního úspěchu. Všechny hypotézy počítají jen se vztahem mezi velikostí těla a reprodukčním úspěchem, ale jen v rámci jednoho pohlaví. Z toho nelze predikovat relativní velikosti obou pohlaví (Greenwood & Adams 1987). Je velmi pravděpodobné, že větší velikost zajistí zvýšení reprodukčního úspěchu u obou pohlaví, ale u jednoho z nich to bude silnější. Pro predikci aktuálního směru a stupně pohlavního dimorfismu jsou potřeba údaje

o vlivu velikosti těla na reprodukční úspěch obou pohlaví (Madsen & Shine 1994). Například u hadů je obvykle větším pohlavím samice. Pokud se však vyskytují samčí souboje, je větším pohlavím samec (Shine 1978). A i z tohoto modelu jsou výjimky, to znamená že není vhodné ihned zobecňovat.

U zvířat, která dospívají v malé velikosti a pak dál rostou, se vyskytuje pokles rychlosti růstu v době pohlavního dospění (Stamps et al. 1998). To je myslím přesně případ samic varanů. Jedním z důvodů může být převedení zdrojů, které dříve sloužily k růstu, na rozmnožování (Roff 1983; Kozlowski 1992; Shine & Schwarzkopf 1992; Bernardo 1993; Niewiarowski & Dunham 1994). Stamps et al. (1998) nazývá tento trend růstovými náklady reprodukce (growth cost of reproduction). Ty se mohou projevit v několika směrech.

1. Kompetice mezi organismy o zdroje potřebné pro úspěšné rozmnožení je mnohem náročnější pro menší druhy. Stojí je to mnoho energie dosáhnout a uhlídat zdroje (teritorium, místo hnízda či nory) či se věnovat agresivnímu chování. Mají tedy méně času na hledání potravy, a proto rostou pomaleji než druhy větší (Stamps et al. 1998).

2. Pokud poměr hmotnosti snůšky k hmotnosti samice klesá jako funkce délky samice mezi druhy, pak menší druhy mohou mít relativně méně dostupného místa v dutině břišní a tedy méně prostoru na zpracování potravy během gravidity než větší druhy (Stamps et al. 1998). Rozmnožující se jedinci pak mají tendenci omezit příjem potravy a tím sníží rychlost růstu oproti nerozmnožujícím se jedincům stejné délky (Weeks 1996). Například samice plazů obvykle odmítají potravu během gravidity (Shine 1980).

3. Podobně náklady na transport vajíček či mláďat jsou energeticky náročnější pro menší druhy v porovnání s většími (Stamps et al. 1998). Obecně výdaje na přenášení jednotky hmotnosti klesají jako funkce celkové hmotnosti těla (Taylor et al. 1980; Full et al. 1990).

3.4 Velikost

3.4.1 Obecná pravidla

Velikost těla ukazuje nápadné evoluční trendy definované obecnými pravidly. Během evoluce se zvětšuje velikost těla, tzv. Copeovo pravidlo (McLain 1993; Jablonski 1997). To se zdá, že u taxonu Varaninae neplatí. Předek dnešních varanů byl pravděpodobně střední velikosti a z něho se vyvinuly na jednu stranu gigantické a na druhou stranu trpasličí formy (Pianka 1995; Gould & MacFadden 2004).

Tzv. Renschovo pravidlo tvrdí, že pohlavní dimorfismus ve velikosti (SSD) se zvětšuje, když jsou samci větším pohlavím a zmenšuje, když jsou samice větším pohlavím

(Rensch 1959 ex Fairbairn 1997). Po zkompletování dostupných informací k velikostem jednotlivých druhů varanů se zdá, že Renschovo pravidlo zde platí.

Obecně je přijímáno, že fekunditní selekce u samic a pohlavní výběr u samců jsou hlavními selekčními tlaky pro selekci větší velikosti těla u mnoha organismů (Blanckenhorn 2000; Kingsolver & Pfenning 2004). Tato selekce je vyvažována opačnými selekčními tlaky, především životaschopností (Arak 1988; Travis 1989). Může být postačující, pokud působí pouze na jedno pohlaví, protože velikost těla je velmi úzce geneticky korelovaná (Lande 1980; Reeve & Fairbairn 1996). Kromě těchto tří hlavních selekčních tlaků vyvážených rozdílně mezi pohlavími existují ještě samozřejmě genetické (Reeve & Fairbairn 1996), fylogenetické (Cheverud et al. 1985), vývojové a fyziologické zábrany (Reiss 1989 ex Blanckenhorn 2000).

3.4.2 Velikost a pohlavní dimorfismus

Příčinu vzniku pohlavního dimorfismu se snaží vysvětlit mnoho hypotéz. Na základě toho vznikly dva rozdílné předpoklady o tom, v jakém stádiu ontogeneze vznikají pohlavní rozdíly v průměrné velikosti těla (Shine 1990).

1. Pohlavní rozdíly v průměrné velikosti těla vznikají procesy působícími na mláďata. Je to rychlost růstu a věk dosažení pohlavní dospělosti (Shine 1990). Pohlavní dimorfismus může být během dospívání ovlivněn lokálními podmínkami prostředí či genotypem (Gibbons et al. 1981; Stearns & Koella 1986).

2. Pohlavní rozdíly v průměrné velikosti těla vznikají až po dosažení pohlavní dospělosti. Patří sem rychlost růstu a míra přežívání v dospělosti. Tyto rozdíly v růstu a přežívání mezi pohlavími mohou být ovlivněny pro pohlaví specifickými adaptacemi, ať už fyziologickými, morfologickými či behaviorálními (Shine 1990). Růst je neukončený u bezobratlých (s výjimkou hmyzu) a ektotermních obratlovců (Sebens 1987). Zde je vliv rychlosti růstu a míry přežívání dospělců neoddiskutovatelným faktorem ovlivňujícím pohlavní dimorfismus (Howard 1981). Otázkou je, zda tyto procesy během dospělosti jsou dostatečně rozšířené a mají dostatečnou sílu, aby mohly ovlivnit základ pohlavního dimorfismu ustanoveného dříve v ontogenezi (Shine 1990).

Toto lze zjistit na základě poměru pohlavního dimorfismu, a to změřením a porovnáním v době pohlavního dospění a v době průměrné velikosti dospělého. Pokud hrají tyto faktory významnou roli, korelace mezi SSD v době pohlavního dospění a SSD v době průměrné velikosti dospělého bude jen nepatrná (Shine 1990). Shine takto testoval osm datových souborů, zahrnujících plazy, obojživelníky a ryby. Analýzou těchto dat zjistil silnou

korelaci SSD v době pohlavního dospění s SSD v době průměrné velikosti dospělé, to znamená, že rychlost růstu a míra přežívání nemá na pohlavní dimorfismus příliš vliv. SSD má tedy tendenci se neměnit po dosažení pohlavní dospělosti a je tedy primárně dán rozdílným růstem před dosažením pohlavní dospělosti a věkem dospění (Shine 1990). Jak je tomu u varanů zatím nikdo nepodal jasný výsledek. Já se toto budu snažit objasnit ve své magisterské práci. Z Pražské zoologické zahrady máme za tímto účelem s docentem Fryntou deponované varany mangrovové, na nichž již v dnešní době provádíme morfometrická měření.

U mnoha živočichů existuje pozitivní vztah mezi pohlavním dimorfismem a bimaturationem, což znamená, že příslušníci většího pohlaví dospívají později (začnou později produkovat gamety) než příslušníci menšího pohlaví (Stamps & Krishnan 1997). Literární údaje k této problematice jsou u varanů poměrně kusé a zasloužily by si větší pozornost.

Vztah mezi pohlavním dimorfismem a bimaturationem se snaží vysvětlit dvě teorie:

1. Většina autorů tvrdí, že opožděný věk dospění je jasným následkem rozdílu ve velikosti těla. Větší pohlaví totiž potřebuje více času na růst do větší velikosti těla (Ghiselin 1974 ex Stamps & Krishnan 1997; Wilson 1975; Roff 1992 ex Stamps & Krishnan 1997; Bisazza 1993; Charlesworth 1994 ex Stamps & Krishnan 1997).

2. Příslušníci většího pohlaví odkládají rozmnožování, protože potřebují čas, naučit se dovednostem potřebným pro úspěšné páření (Wiley 1974; Wittenberger 1979; Stearns 1992 ex Stamps & Krishnan 1997).

Velikým problémem je oddělit jevy ovlivňující samotnou velikost těla a růst na jedné straně a pohlavní dimorfismus na straně druhé (Blanckenhorn 2005).

3.5 Ekologické příčiny

Charles Darwin nevyšlovl pouze teorii o pohlavním výběru zodpovědnou za vznik pohlavního dimorfismu. Poukázal i na možnost, že pohlavní rozdíly ve velikosti těla a morfologii mohou být také způsobeny ekologickými příčinami (Darwin 1874). Tato druhá hypotéza byla však velmi dlouho zastíněna lehčeji prokazatelnou teorií o pohlavním výběru (Shine 1989).

Příčin vzniku pohlavního dimorfismu však může být víc. Může k němu přispět jak pohlavní výběr, tak fekunditní selekce a zároveň i ekologické důvody (Shine 1989). Předpokládá se, že pohlavní výběr dává směr dimorfismu, ale jeho stupeň může být omezený

či zesílený ekologickými faktory. Důvod, proč byla tato teorie odsunuta či mnohdy i zavržena je pravděpodobně v obtížné testovatelnosti hypotézy (Shine 1989).

Pohlavní výběr a fekunditní selekce obvykle tlačí organismy ke zvětšování těla. Proti tomu, jak jsem již uvedla, působí vyvažující tlak, kterým je podmínka životaschopnosti (Blanckenhorn 2000). Jejím nástrojem jsou mnohdy ekologické mechanismy. Být velký s sebou totiž přináší mnohé nevýhody:

1. Dosáhnout velké velikosti trvá delší dobu, protože je prodloužena doba vývinu. To s sebou nese větší pravděpodobnost predace, parazitace a hladovění, to znamená, že se zvyšuje mortalita v periodě před rozmnožováním (Roff 1980; Stearns & Koella 1986).

2. Nebo pokud chtějí dosáhnout větší velikosti bez prodlužování doby vývinu, musí růst rychleji. To zvyšuje mortalitu, protože je zde větší pravděpodobnost predace spojená s riskantnějším sháněním potravy nutné pro urychlení růstu (Werner & Anholt 1993; Abrams et al. 1996).

3. Velcí jedinci jsou lépe vidět, jsou pomalejší a méně mrštní, což zvyšuje jejich mortalitu (Andersson 1994).

4. Větší jedinci potřebují více potravy pro sebe a potomky, což opět zvyšuje mortalitu díky limitaci zdrojů. Díky kompetici není obvykle v prostředí dostatek potravních zdrojů, aby organismus mohl dosáhnout větší velikosti (Clutton-Brock et al. 1985; Blanckenhorn et al. 1995).

5. Větší jedinci mohou trpět větším teplotním stresem. Větší organismus se totiž hůře zbavuje přebytečného tepla (Atkinson 1994).

4 Fylogenetická analýza evoluce pohlavního dimorfismu

4.1 Metodika

Veškerá dostupná data k velikostem taxonu *Varanoidea* jsem zpracovala do tabulky. Do analýzy jsem použila rozměr SVL (snout - vent length), což je délka od rostra ke kloace. Zvláště jsem rozdělila velikost samců a samic. Bohužel údaje v literatuře jsou velmi nekompletní, mnohdy je uváděna jen celková délka těla TOL (total length) a poměr ocasu k tělu. Z toho jsem musela některé SVL dopočítat pomocí trojčlenky. Na některých druzích bylo provedeno mnoho měření a uváděna je průměrná velikost samce a samice. Pro většinu druhů je uváděna jen maximální naměřená SVL samce a samice. Proto jsem musela průměrné SVL, kterých bylo méně přepočítat na maximální, a to tak, že jsem si vybrala 3 důvěryhodná měření s velkým počtem změřených zvířat - *V. panoptes* (Shine 1986), *V. semiremex*,

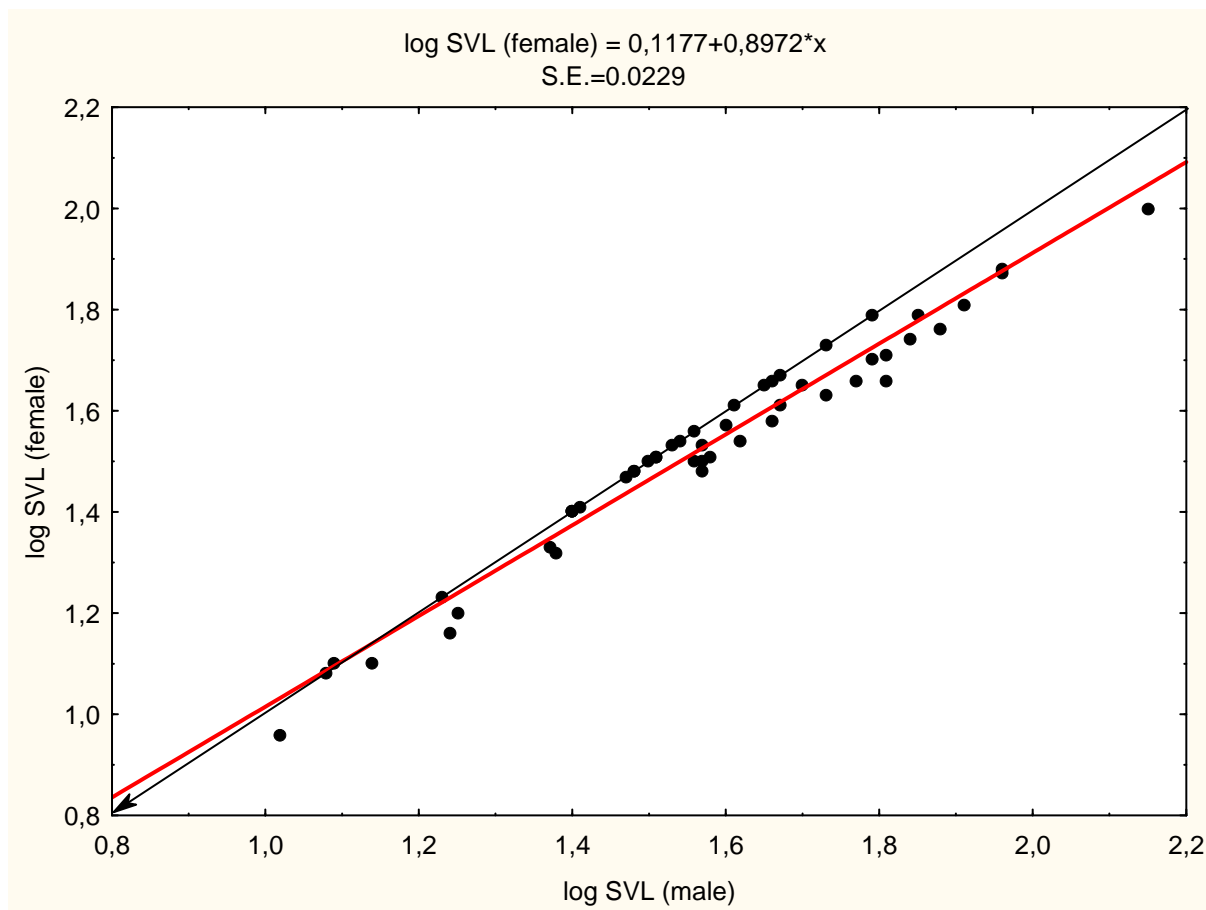
V. storri (James et al. 1992). Po vydělení jejich maximální SVL průměrnou SVL jsem získala koeficient, který jsem pak využila pro další přepočty pomocí trojčlenky z průměrných velikostí na maximální u dimorfních druhů, a to u *V. bengalensis*, *V. eremius*, *V. glauerti*, *V. glebopalma*, *V. gouldii*, *V. indicus*, *V. panoptes*, *V. pilbarensis* a *V. salvator marmoratus*. Po zlogaritmování SVL jsem dané údaje vložila do programu Statistica a graficky vynesla závislost log SVL samce na samici. Navíc jsem ještě zlogaritmované hodnoty SVL zadala do programu Compare. K tomu jsem si v programu TreeView vyrobila kladogram na základě nejnovějších dostupných fylogenetických prací (Ast 2001; Ziegler et al. 2007), abych získala závorkovou konvenci. Do analýzy jsem nemohla zahrnout všechny dosud popsané druhy varanů, protože k nim nebyly buď dostupné či vhodné literární údaje. V programu Compare jsem si nechala spočítat nezávislé kontrasty samců a samic. Ty jsem pak vložila do programu Statistica a graficky vynesla závislost kontrastů samců na samicích.

Dále jsem na kladogram vyrobený v TreeView vymapovala výskyt pohlavního dimorfismu a snažila se rekonstruovat možné scénáře průběhu evoluce pohlavního dimorfismu

Nakonec jsem si na jediný kladogram vyznačila současně výskyt pohlavního dimorfismu a rituálních soubojů a zjišťovala, zda je mezi nimi nějaká zjevná souvislost.

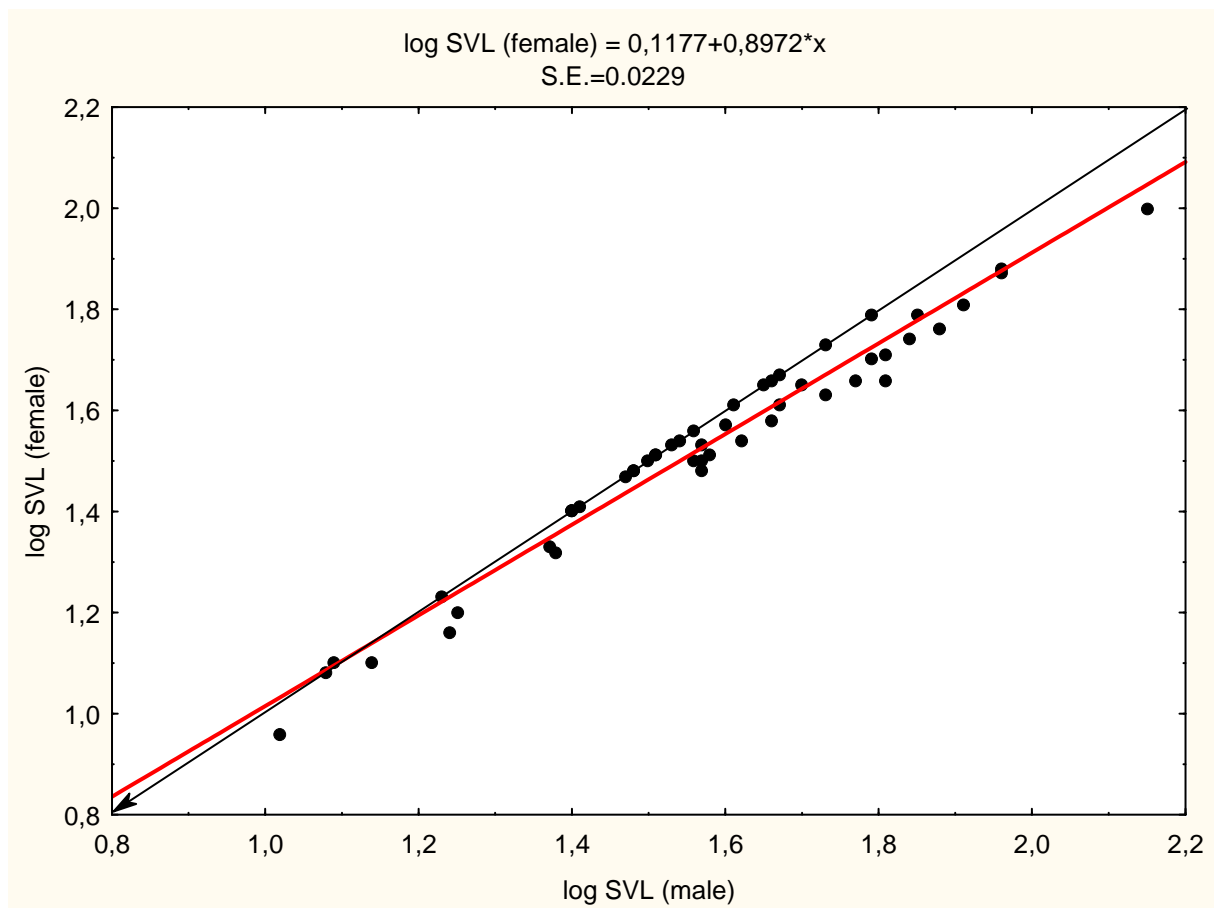
4.2 Výsledky

Z grafu závislosti zlogaritmované SVL samce na zlogaritmované SVL samice (graf č. 1) vyplývá, že s rostoucí velikostí samce se zvětšuje velikost samice.



Graf č. 1

Z grafu závislosti samčích kontrastů na samičích (graf č. 2) vyplývá, že míra pohlavního dimorfismu se zvětšuje s celkovou velikostí druhu. U varanů (pokud jsou dimorfní) je větším pohlavím samec. Platí zde tedy Renschovo pravidlo, že pohlavní dimorfismus se zvětšuje, pokud je samec větším pohlavím (Rensch 1959 ex Fairbairn 1997).



Graf č. 2

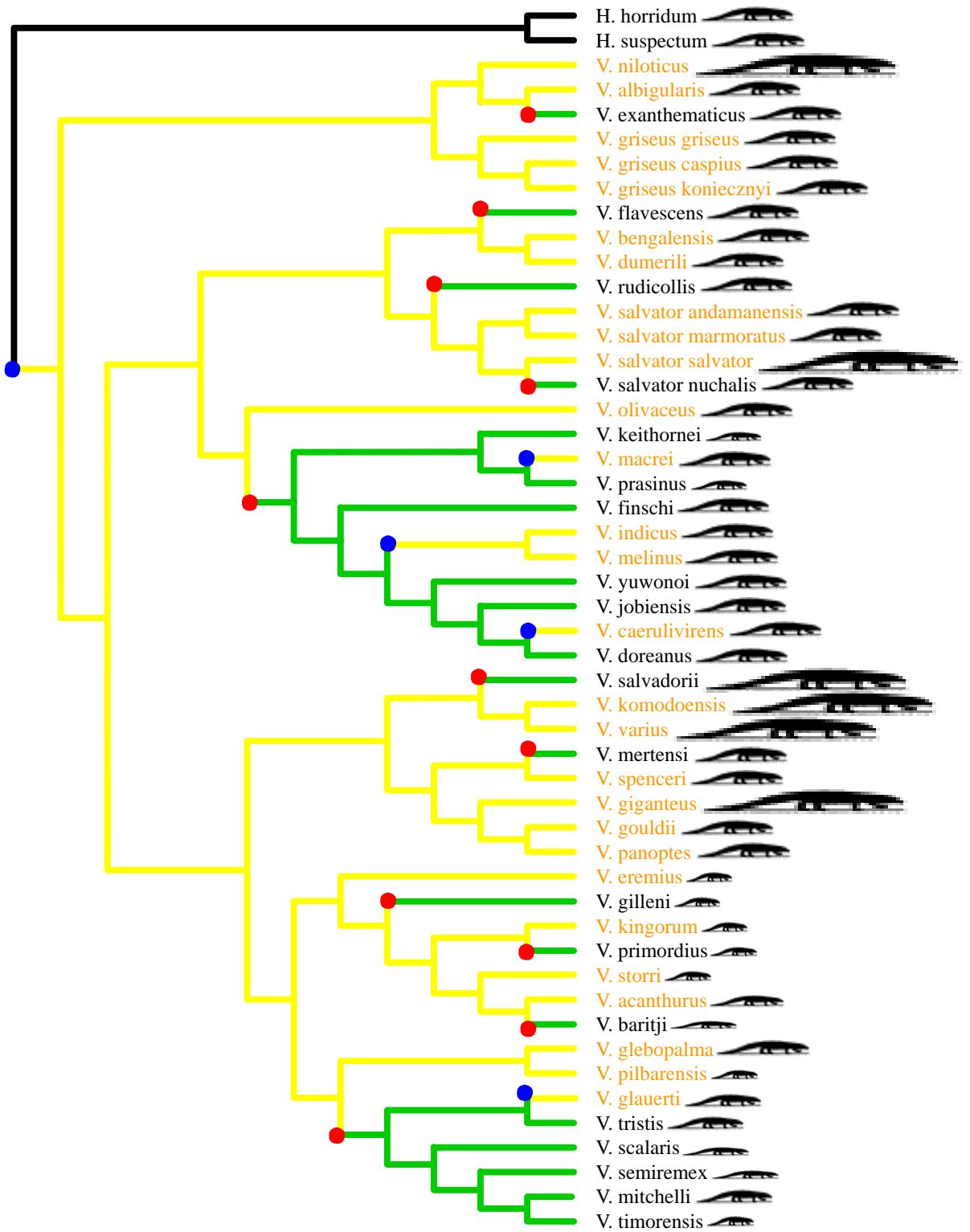
Vymapováním pohlavního dimorfismu na kladogram (oranžové názvy druhů) (obr. 1 a 2) jsem zjistila, že pohlavní dimorfismus ve velikosti se vyskytuje ve všech biogeografických větvích, africké, indoasijské i indoaustralské. Zároveň se vyskytuje i u všech podrodů, kromě *Papusaorus*, kam patří jediný druh *V. salvadorii*. Taxon *Helodermatidae* není dle dostupných dat dimorfní (Beck & Lowe 1991).

Zajímalo mě, jaký stav byl u varanů ancestrální, zda byli dimorfní či ne. Proto jsem si na kladogram (obr. 1 a 2) vyznačila oranžově dimorfní druhy a pak jsem zkoušela sestavit různé scénáře evoluce pohlavního dimorfismu. Žluté čáry vedou dimorfní linie, zelené čáry nedimorfní linie. Místa vzniku pohlavního dimorfismu jsou značena modrým puntíkem, místa

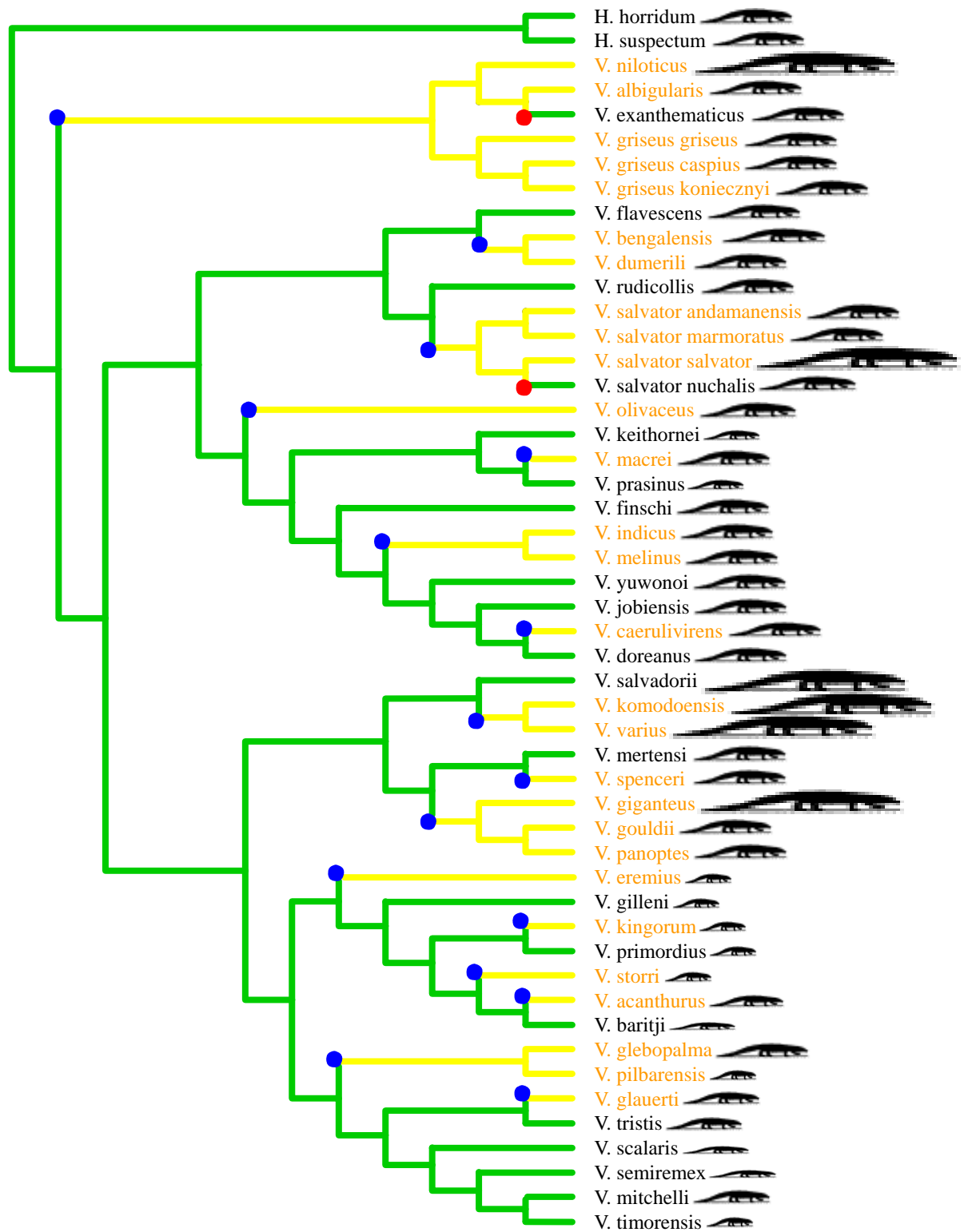
zániku červeným puntíkem. Pravdivější (více parsimonní) je ten scénář, kde proběhlo méně změn v evoluci. Navrhla jsem několik možných scénářů a popsala dva nejkontrastnější z nich, první má 16 evolučních změn (5 vzniků a 11 zániků)(obr. 1), druhý má 18 evolučních změn (16 vzniků a 2 zániky)(obr. 2). To znamená, že první navržený scénář, že varani byli pohlavně dimorfní již na bázi, je pravděpodobnější, než že byli na bázi monomorfní.

Obecně lze říci, že rekonstrukcí evoluce pohlavního dimorfismu jsem zjistila, že pravděpodobně proběhlo mnoho změn tohoto znaku. Těchto scénářů by šlo sestavit mnohem více. Důvodem tolika evolučních změn by mohl být fakt, že u varanů je velká variabilita ve velikosti a velikost se u nich mění kontinuálně. Pro znázornění jsem v pravo od názvů vložila obrázky varanů, kde je poměrově zachována jejich velikost. Lze zapochybovat, že je možné, že u řady menších druhů není dimorfismus popsáný, ačkoliv existuje. U tak malých druhů, jako jsou v podrodu *Odatria* může být pohlavní dimorfismus ve velikosti těžko měřitelný a průkazný.

Dalším důvodem evolučních změn by mohly být ekologické příčiny. Toto je jasně vidět u velkého druhu *V. salvadorii*, který by měl být dle Renschova pravidla dimorfní, ale není. Je to s velkou pravděpodobností způsobeno tím, že je arboreální a existuje zde mez, po kterou může samec zvětšovat svoji velikost.



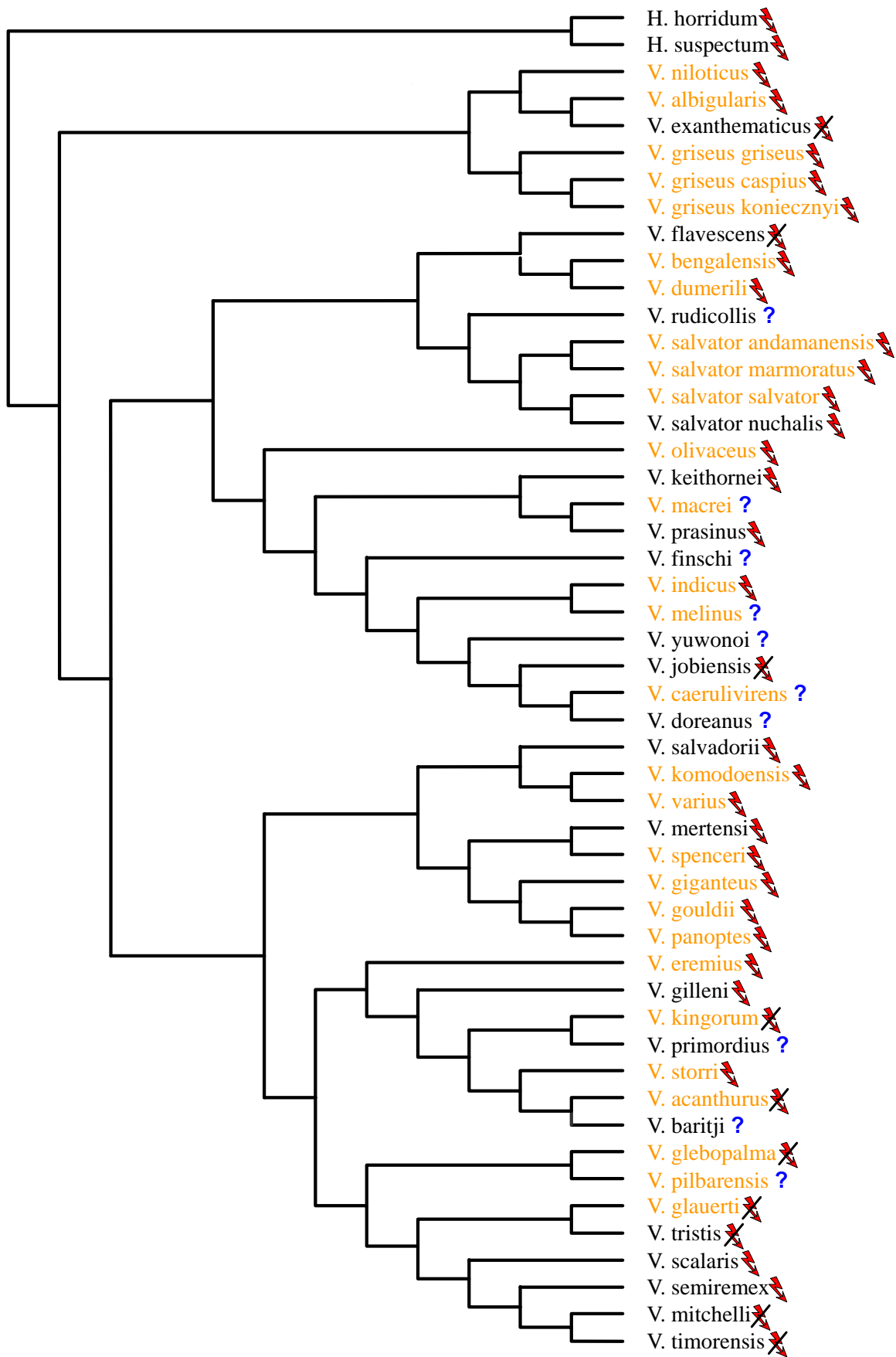
Obr. 1



Obr. 2

Vymapováním výskytu rituálních soubojů a pohlavního dimorfismu na kladogram (obr. 3) jsem chtěla zjistit, zda může mít výskyt soubojů, tedy vnitropohlavní selekce, nějakou souvislost s pohlavním dimorfismem působením tlaku na samce a jejich následným zvětšováním. Bohužel nejsou ke všem druhům známy informace o výskytu těchto soubojů (označeny otazníkem), což mě omezilo v provedení spolehlivé analýzy. Tam, kde je souboj popsán (označeno bleskem) se ve dvaceti případech vyskytuje i pohlavní dimorfismus ve velikosti. Tam kde vím, že se souboj nevyskytuje (označeno přeškrtnutým bleskem) se u šesti druhů také nevyskytuje dimorfismus. Dále jsem zjistila, že bojují i druhy, které nejsou dimorfní (*V. salvator nuchalis*, *V. keithornei*, *V. prasinus*, *V. salvadorii*, *V. mertensi*, *V. gilleni*, *V. scalaris*, *V. semiremex*) a naopak souboj někdy chybí u dimorfních druhů (*V. kingorum*, *V. glebopalma*, *V. glauerti*, *V. acanthurus*). Výskyt soubojů u nedimorfních druhů by se však dal vysvětlit tak, že dimorfismus zde vymizel, protože dané druhy jsou arboreální. To by platilo pro *V. keithornei*, *V. prasinus*, *V. salvadorii*, *V. gilleni*, *V. scalaris*, *V. semiremex*.

Zajímavé je, že velmi podobné rituální souboje se vyskytují i u sesterského taxonu *Helodermatidae*, což by mohlo svědčit pro to, že tyto souboje jsou primitivním znakem vyskytujícím se již u předků skupiny *Varanoidea* (Beck et al. 1995).



Obr. 3

5 Závěr

Na začátku psaní této práce jsem o pohlavním dimorfismu u varanů věděla jen to, že varani nejsou zrovna učebnicovým příkladem fenoménu, jakým je pohlavní dimorfismus. Po prostudování dostupné literatury k taxonu *Varanoidea* jsem nebyla o moc moudřejší. Tímto problémem se totiž nikdo příliš nezabýval. Jediné zmínky jsou při popisu druhu v kolonce velikost a omezují se v lepším případě na strohé konstatování, že daný druh je nebo není dimorfní a k tomu jsou opět v lepším případě uvedeny hodnoty měření samce a samice. K tomu je ještě třeba dodat, že údaje o velikostech nejsou kvalitní, mnohdy bylo změřeno jen velmi malé množství jedinců a lepší data prostě neexistují nebo nebyla opublikovaná.

Nicméně i z tohoto minima informací jsem se pokusila nad problémem pohlavího dimorfismu zamyslet.

Shromážděním veškerých dat k velikostem samců a samic jsem zjistila, že pohlavní dimorfismus není tak málo rozšířený, jak jsem předpokládala, spíš je mnohdy u menších druhů méně nápadný. Proto jsem testovala, zda zde platí Renschovo pravidlo. Na základě nezávislých kontrastů logaritmovaných SVL samců a samic se po grafickém znázornění ukázalo, že zde existuje závislost kontrastů samců na samicích a platí zde tedy Renschovo pravidlo, že s rostoucí velikostí samce se zvětšuje pohlavní dimorfismus. Pohlavní dimorfismus u varanů tedy vysvětluje samotná velikost zvířete. Všimla jsem si, že tento trend neplatí například u *V. salvadorii*, což je pravděpodobně způsobeno ekologickými důvody způsobu jeho života. Pochybnosti do tohoto modelu může vnést fakt, že malé druhy varanů mohou být hůře měřitelné, rozdíly mezi pohlavími jsou menší a mohou tedy být snáze zanedbané.

Z analýzy ancestrálního stavu pohlavního dimorfismu u varanů jsem zjistila, že v evoluci tohoto znaku proběhlo pravděpodobně mnoho změn, které by mohly být způsobeny například kontinuálními změnami velikosti těla či také habitatem, který daný druh obsadil. Sestavila jsem dva možné scénáře, kdy ancestrálně byli varani dimorfní či monomorfní, ale jistě by jich mohlo být více variant. Parsimonnější se zdá stav, kdy ancestrálně byli varani dimorfní, zde proběhlo méně evolučních změn (vzniků a zániků) než v opačném případě.

Vymapováním výskytu pohlavního dimorfismu a přítomnosti rituálních soubojů na jeden kladogram jsem zjistila, že souboj se poměrně často vyskytuje u dimorfních druhů a naopak chybí u druhů nedimorfních. Rituální souboj se několikrát zachoval i u nedimorfních druhů, kde však pohlavní dimorfismus pravděpodobně vymizel díky arboreálnímu způsobu života.

6 Citace

Abouheif, E. & Fairbairn, D. J. 1997. A comparative analysis of allometry for sexual size dimorphism: assessing Rensch's rule. *The American naturalist*, **149**, 540-562.

Abrams, P. A., Leimar, O., Nylin, S. & Wiklund, C. 1996. The effect of flexible growth rates on optimal sizes and development times in seasonal environment. *The American naturalist*, **147**, 381-395.

Anderson, R. A. & Vitt, L. J. 1990. Sexual selection versus alternative causes of sexual dimorphism in teiid lizards. *Oecologia*, **84**, 145-157.

Andersson, M. 1994. Sexual selection. Princeton(NJ): Princeton University Press.

Arak, A. 1988. Sexual dimorphism in body size: a model and test. *Evolution*, **42**, 820-825.

Ast, J. C. 2001. Mitochondrial DNA evidence and evolution in *Varanoidea* (Squamata). *Cladistics*, **17**, 211-226.

Atkinson, D. 1994. Temperature and organism size - a biological law for ectotherms? *Advances in ecological research*, **25**, 1-58.

Auffenberg, W. 1979. Intersexual differences in behavior of captive *Varanus bengalensis* (Reptilia: Lacertilia, Varanidae). *Journal of herpetology*, **13**, 313-315 ex **Pianka, E. R., King, D. R. & King, R. A.** 2004. Varanoid lizards of the world. Indiana University Press, Bloomington.

Auffenberg, W. 1981. Behavioural ecology of the Komodo monitor. University of Florida. Gainesville.

Auffenberg, W. 1981. Combat behaviour in *Varanus bengalensis*(Sauria: Varanidae). *Journal of the Bombay natural history society*, **78**, 54-72.

Auffenberg, W. 1988. Gray's monitor lizard. University of Florida, Gainesville.

Auffenberg, W., Rahman, H., Iffat, F. & Perveen, Z. 1989. A study of *Varanus flavescens* (Hardwicke and Gray) (Sauria: Varanidae). *Journal of Bombay natural historic society*, **6**, 286-307 ex **Pianka, E. R., King, D. R. & King, R. A.** 2004. Varanoid lizards of the world. Indiana University Press, Bloomington.

Auffenberg, W., Rehman, H., Iffat, F. & Perveen, Z. 1990. Notes on the biology of *Varanus griseus koniecznyi*. *Journal of Bombay natural historic society*, **87**, 26-36 ex **Bennett, D.** 1995. A little book of monitor lizards, Aberdeed: Viper Press.

Banks, M. J. & Thompson, D. J. 1985. Lifetime mating success in the damselfly *Coenagrion puella*. *Animal behaviour*, **33**, 1175-1183.

Bartholomew, G. A. & Tucker, V. A. 1964. Size, body temperature, thermal conductance, oxygen consumption, and heart rate in Australian varanid lizards. *Physiological zoology*, **37**, 341-354.

Baverstock, P. R., King, D., King, M., Birrell, J. & Krieg M. 1993. The evolution of species of the *Varanidae*: Microcomplement fixation analysis of serum albumins. *Australian journal of zoology*, **41**, 621-638.

Beck, D. D. & Lowe, Ch. H. 1991. Ecology of the beaded lizard, *Heloderma horridum*, in a tropical dry forest in Jalisco, Mexico. *Journal of herpetology*, **25**, 395-406.

Beck, D. D., Dohm, M. R., Garland, J. T., Ramírez-Bautista, A. & Lowe, C. H. 1995. Locomotor performance and activity energetics of helodermatid lizards. *Copeia*, **3**, 577-585.

Becker, H. O. 1991. The lung morphology of *Varanus yemenensis* and its bearing on the systematics of the Afro-Asian monitor radiation. *Mertensiella*, **2**, 29-37 ex **Pianka, E. R., King, D. R. & King, R. A.** 2004. Varanoid lizards of the world. Indiana University Press, Bloomington.

Bennett, A. F. 1973. Blood physiology and oxygen transport during activity in two lizards, *Varanus gouldii* and *Sauromalus hispidus*. *Comparative biochemistry and physiology*, **46A**, 673-690.

Bennett, D. 1995. A little book of monitor lizards, Aberdeed: Viper Press.

Bennett, D. 1998. Monitor lizards: Natural history, biology and husbandry. Frankfurt am Main. Edition Chimaira ex **Pianka, E. R., King, D. R. & King, R. A.** 2004. Varanoid lizards of the world. Indiana University Press, Bloomington.

Bennett, D. 2000. Notes on *Varanus salvator marmoratus* on Polillo Island, Philippines. Wildlife of Polillo Island, Philippines. Aberdeen, Viper Press ex **Pianka, E. R., King, D. R. & King, R. A.** 2004. Varanoid lizards of the world. Indiana University Press, Bloomington.

Benton, M. J. 2002. Cope's rule. Encyclopedia of evolution. Oxford University Press ex **Kingsolver, J. G. & Pfenning, D. W.** 2004. Individual-level selection as a cause of Cope's rule of phyletic size increase. *Evolution*, **58**, 1608-1612.

Bernardo, J. 1993. Determinants of maturation in animals. *Trends in ecology and evolution*, **8**, 166-173.

Bisazza, A. 1993. Male competition, female mate choice and sexual size dimorphism in Poeciliid fishes. *Marine behaviour and physiology*, **23**, 257-286.

Blanckenhorn, W. U. 2000. The evolution of body size: What keeps organisms small? *The quarterly review of biology*, **75**, 385-407.

Blanckenhorn, W. U. 2005. Behavioral causes and consequences of sexual size dimorphism. *Ethology*, **111**, 977-1016.

Blanckenhorn, W. U., Preziosi, R. F. & Fairbairn, D. J. 1995. Time and energy constraints and the evolution of sexual size dimorphism - to eat or to mate? *Evolutionary ecology*, **9**, 369-381.

Blob, R. W. 2000. Interspecific scaling of the hindlimb skeleton in lizards, crocodylians, felids and canids: does limb bone shape correlate with limb posture? *Journal of zoology*, **250**, 507-531.

Böhme, W. & Jacobs, H. 2001. *Varanus macrei* sp. n., eine neue Waranart der *V. prasinus*-gruppe aus West Irian. Indonesien. *Herpetofauna*, **23**, 5-10 ex **Pianka, E. R., King, D. R. & King, R. A.** 2004. Varanoid lizards of the world. Indiana University Press, Bloomington.

Böhme, W. & Ziegler, T. 1997a. *Varanus melinus* sp. n., ein neuer waran aus der *V. indicus*-gruppe von den Molukken. Indonesia. *Herpetofauna*, **19**, 26-34 ex **Pianka, E. R., King, D. R. & King, R. A.** 2004. Varanoid lizards of the world. Indiana University Press, Bloomington.

Böhme, W. 1988. Zur genitalmorphologie der Savria; Functionelle und stammesgeschichtliche aspekte. *Bonn. Zool. Beitr.*, **40**, 27-56.

Böhme, W., Horn, H. G. & Ziegler, T. 1994. Zur taxonomie der Pazifikwarane (*Varanus indicus*-komplex): revalidierung von *Varanus doreanus* (A. B. Meyer, 1874) mit beschreibung einer neuen unterart. *Salamandra*, **30**, 119-142 ex **Pianka, E. R., King, D. R. & King, R. A.** 2004. Varanoid lizards of the world. Indiana University Press, Bloomington.

Bonduriansky, R. 2001. The evolution of male mate choice in insects: a synthesis of ideas and evidence. *Biological review*, **76**, 305-339.

Bonner, J. T. 1988. The evolution of complexity. Princeton University ex **Kingsolver, J. G. & Pfenning, D. W.** 2004. Individual-level selection as a cause of Cope's rule of phyletic size increase. *Evolution*, **58**, 1608-1612.

Branch, W. R. 1982. Hemipeneal morphology of platynotan lizards. *Journal of herpetology*, **16**, 16-38.

Bull, J. J. & Shine, R. 1979. Iteroparous animals that skip opportunities for reproduction. *The American naturalist*, **114**, 296-303.

- Card, W. & Kluge, A. G.** 1995. Hemipeneal skeleton and varanid systematics. *Journal of herpetology*, **29**, 275-280
- Card, W.** 1993. Significant monitor hatchings at Dallas zoo. AAZPA Comminique. April:16 ex **Bennett, D.** 1995. A little book of monitor lizards, Aberdeed: Viper Press.
- Carter, D. B.** 1999a. Reproductive cycle of the lace monitor (*Varanus varius*). *Mertensiella*, **11**, 129-135 ex **Pianka, E. R., King, D. R. & King, R. A.** 2004. Varanoid lizards of the world. Indiana University Press, Bloomington.
- Censky, E. J.** 1997. Female mate choice in the non-territorial lizard *Ameiva plei* (Teiidae). *Behavioral ecology and sociobiology*, **40**, 221-225.
- Clutton-Brock, T. H., Albon, S. D. & Guinness, F. E.** 1985. Parental investment and sex differences in juvenile mortality in birds and mammals. *Nature*, **313**, 131-133.
- Cogger, H. G. & Heatwole, H.** 1981. The Australian reptiles: Origins, biogeography, distribution patterns and island evolution. *Ecological biogeography of Australia*, 1331-1373.
- Cooper, W. E. & Vitt, L. J.** 1993. Female mate choice of large male broad-headed skinks. *Animal behaviour*, **45**, 683-693.
- Cox, R. M., Skelly, S. L. & John-Alder, H. B.** 2003. A comparative test of adaptive hypothesis for sexual size dimorphism in lizards. *Evolution*, **57**, 1653-1669.
- Darwin, C.** 1859. The origin of species by means of natural selection. John Murray, London.
- Darwin, C.** 1871. The descent of man and selection in relation to sex. John Murray, London.
- De Waal, S. W. P.** 1978. The Squamata (Reptilia) of the Orange Free State, South Africa. *Mem. Nat. Mus. Blomfeintein*, **11**, 1-60 ex **Bennett, D.** 1995. A little book of monitor lizards, Aberdeed: Viper Press.
- Dedlmar, A. & Böhme, W.** 2000. Erster nachzuchterfolg beim Quittenwaran, *Varanus melinus* Böhme and Ziegler, 1997. *Herpetofauna*, **22**, 29-34 ex **Pianka, E. R., King, D. R. & King, R. A.** 2004. Varanoid lizards of the world. Indiana University Press, Bloomington.
- Fairbairn, D. J.** 1997. Allometry for sexual size dimorphism: pattern and process in the coevolution of body size in males and females. *Annual review of ecology and systematics*, **28**, 659-687.
- Flannery, T.** 1993. The case of the missing meat eaters. *Natural history*, **102**, 40-45.

Flugi, A. 1990. Bericht über die haltung und nachzucht des Storr'schen Zwergwarans (*Varanus storri* Mertens, 1966). *Herpetofauna*, **12**, 31-34 ex **Pianka, E. R., King, D. R. & King, R. A.** 2004. Varanoid lizards of the world. Indiana University Press, Bloomington.

Full, R. J., Zuccarello, D. & Tullis, A. 1990. Effect of variation in form on the cost of terrestrial locomotion. *Journal of experimental biology*, **150**, 233-246.

Fuller, S., Baverstock, P. & King, D. R. 1998. Biogeographic origins of goannas (*Varanidae*): A molecular perspective. *Molecular phylogenetics and evolution*, **9**, 294-307.

Gaulke, M. 1992. Taxonomy and biology of Philippine water monitors (*Varanus salvator*). *Phil. J. Sci.*, **121**, 345-381 ex **Pianka, E. R., King, D. R. & King, R. A.** 2004. Varanoid lizards of the world. Indiana University Press, Bloomington.

Ghiselin, M. T. 1974. The economy of nature and the evolution of sex. University of California Press, Berkeley, CA ex **Stamps, J. & Krishnan, V. V.** 1997. Sexual bimaturation and sexual size dimorphism in animals with asymptotic growth after maturity. *Evolutionary ecology*, **11**, 21-39.

Gibbons, J. W., Semlitsch, R. D., Greene, J. L. & Schubauer, J. P. 1981. Variation in age and size at maturity of the slider turtle (*Pseudemys scripta*). *The American naturalist*, **117**, 841-845.

Gould, G. C. & MacFadden, B. J. 2004. Gigantism, dwarfism and Cope's rule: "Nothing in evolution makes sense without a phylogeny". *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **285**, 219-237.

Greenwood, P. J. & Adams, J. 1987. Sexual selection, sexual dimorphism and a fallacy. *Oikos*, **48**, 106-108.

Harvey, M. B. & Barker, D. G. 1998. A new species of blue-tailed monitor lizard (genus *Varanus*) from Halmahera Island. Indonesia. *Herpetologica*, **54**, 34-44 ex **Pianka, E. R., King, D. R. & King, R. A.** 2004. Varanoid lizards of the world. Indiana University Press, Bloomington.

Hecht, M. 1975. The morphology and relationships of the largest known terrestrial lizard, *Megalania prisca* Owen, from the pleistocene of Australia. *Proceeding of the Royal Society of Victoria*, **87**, 239-250.

Hildebrandt, T. B., Göritz, F., Pitra, C., Spelman, L. H., Walsh, T. A., Roscoe, R. & Pratt, N. C. 1996. Sonomorphological sex determination in subadult Komodo dragons, *Proc. Ann. Mtng. Am. Assoc. Zoo Vet.*, 251-253 ex **Pianka, E. R., King, D. R. & King, R. A.** 2004. Varanoid lizards of the world. Indiana University Press, Bloomington.

Hoffstetter, R. 1968. Présence de *Varanidae* (*Reptilia: Sauria*) dans le Miocène de Catalogne. Considérations sur l'histoire de la famille. *Bulletin du Muséum national d'histoire naturelle*, **40**, 1051-1064.

Horn, H. G. & Visser G. J. 1991. Basic data on the biology of monitors. *Mertensiella*, **2**, 176-187 ex **Pianka, E. R., King, D. R. & King, R. A.** 2004. Varanoid lizards of the world. Indiana University Press, Bloomington.

Horn, H. G. & Visser, G. J. 1988. Freilandbeobachtungen und einige morphometrische angaben zu *Varanus giganteus* (Gray, 1845). *Salamandra*, **24**, 102-118 ex **Pianka, E. R., King, D. R. & King, R. A.** 2004. Varanoid lizards of the world. Indiana University Press, Bloomington.

Horn, H. G. 1977. Notizen zur systematik, fundortangaben und hlatung von *Varanus* (*Varanus karlschmidti*) (*Reptilia: Sauria: Varanidae*). *Salamandra*, **13**, 78-88 ex **Pianka, E. R., King, D. R. & King, R. A.** 2004. Varanoid lizards of the world. Indiana University Press, Bloomington.

Howard, R. D. 1981. Sexual dimorphism in bullfrogs. *Ecology*, **62**, 303-310.

Charlesworth, B. 1994. Evolution in age-structured populations, 2nd edn. Cambridge University Press, Cambridge ex **Stamps, J. & Krishnan, V. V.** 1997. Sexual bimaturation and sexual size dimorphism in animals with asymptotic growth after maturity. *Evolutionary ecology*, **11**, 21-39.

Cheverud, J. M., Dow, M. M. & Leutenegger, W. 1985. The quantitative assessment of phylogenetic constraints in comparative analyses: sexual dimorphism in body weight among primates. *Evolution*, **39**, 1335-1351.

Jablonski, D. 1997. Body size evolution in cretaceous molluscs and the status of Cope's rule. *Nature*, **385**, 250-252.

James, C. D., Losos, J. B. & King, D. R. 1992. Reproductive biology and diets of goannas (*Reptilia: Varanidae*) from Australia. *Journal of herpetology*, **26**, 128-136.

Judd, H. L., Bacon, J. P., Rüedi, D., Girard, J. & Benirschke, K. 1977. Determination of sex in the Komodo dragon, *Varanus komodoensis*. *Int. Zoo Yrbk*, **17**, 208-209 ex **Pianka, E. R., King, D. R. & King, R. A.** 2004. Varanoid lizards of the world. Indiana University Press, Bloomington.

Kala, N. 1998. Captive breeding of *Varanus salvator andamanensis* Deraniyagala, 1944. *Hamadryad*, **22**, 122-123 ex **Pianka, E. R., King, D. R. & King, R. A.** 2004. Varanoid lizards of the world. Indiana University Press, Bloomington.

- Kequin, G. & Norell, M.** 2000. Taxonomic composition and systematics of late cretaceous lizard assemblages from Ukhaa Tolgod and adjacent localities, Mongolian Gobi Desert. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **249**, 1-118.
- King, D. & Green, B.** 1979. Notes on diet and reproduction of the sand goanna, *Varanus gouldii rosenbergi*. *Copeia*, **1**, 64-70.
- King, D. & Green, B.** 1999. Monitors: The biology of varanid lizards. Malabar, Fla.:Krieger ex **Pianka, E. R., King, D. R. & King, R. A.** 2004. Varanoid lizards of the world. Indiana University Press, Bloomington.
- King, D., King, M. & Baverstock, P.** 1991. A new phylogeny of the *Varanidae*. *Mertensiella*, **2**, 219-221 ex **Fuller, S., Baverstock, P. & King, D. R.** 1998. Biogeographic origins of goannas (*Varanidae*): A molecular perspective. *Molecular phylogenetics and evolution*, **9**, 294-307.
- King, M. & King D. R.** 1975. Chromosomal evolution in the lizard genus *Varanus* (*Reptilia*). *Australian journal of biological science*, **28**, 89-108.
- Kingsolver, J. G. & Pfenning, D. W.** 2004. Individual-level selection as a cause of Cope's rule of phyletic size increase. *Evolution*, **58**, 1608-1612.
- Kozlowski, J.** 1992. Optimal allocation of resources to growth and reproduction: implications for age and size at maturity. *Trends in ecology and evolution*, **7**, 15-19.
- Lande, R.** 1980. Sexual dimorphism, sexual selection and adaptation in polygenic characters. *Evolution*, **34**, 292-307.
- Lavers, Ch.** 2003. Why elephants have big ears. St. Martin's Press.
- Lee, M. S. Y.** 1997. The phylogeny of varanoid lizards and the affinities of snakes. *Philosophical Transactions of the Royal Society*, **352**, 53-91.
- Losos, J. B. & Green, H. W.** 1988. Ecological and evolutionary implications of diet in monitor lizards. *Biological journal of Linnean society*, **35**, 379-407.
- Loveridge, A.** 1948. New Guinean reptiles and amphibians in the Museum of Comparative Zoology and United States National Museum. *Bull. Mus. Comp. Zool.*, **101**, 304-430 ex **Pianka, E. R., King, D. R. & King, R. A.** 2004. Varanoid lizards of the world. Indiana University Press, Bloomington.
- Lutz, D. & Lutz, J. M.** 1991. Komodo, the living dragon. Dime Press.
- Mayes, P. J., Bradshaw, S. D. & Bradshaw, F. J.** 2005. Successfully determining the sex of adult *Varanus mertensi* (*Reptilia:Varanidae*) using a combination of both hemipenile eversion and ratio of androgens: estradiol in plasma. *Annals New York academy of sciences*, **1040**, 402-405.

McLain, D. K. 1993. Cope's rule, sexual selection, and the loss of ecological plasticity. *Oikos*, **68**, 490-500.

Mertens, R. 1942. Die familie der Warane (*Varanidae*). Dritte teil: Taxonomie. *Abhandlungen senckenbergischen naturforschenden gesellschaft*, **466**, 235-391 ex **Pianka, E. R., King, D. R. & King, R. A.** 2004. Varanoid lizards of the world. Indiana University Press, Bloomington.

Mertens, R. 1951. A new lizard of the genus *Varanus* from New Guinea. *Fieldiana*, **31**, 467-471 ex **Pianka, E. R., King, D. R. & King, R. A.** 2004. Varanoid lizards of the world. Indiana University Press, Bloomington.

Morris, P. J. & Alberts, A. J. 1996. Determination of sex in whitethroated monitors (*Varanus albigularis*), Gila monster (*Heloderma suspectum*), and beaded lizards (*H. horridum*) using two-dimensional ultrasound imaging. *Journal of zoo and wildlife medicine*, **27**, 371-377 ex **Pianka, E. R., King, D. R. & King, R. A.** 2004. Varanoid lizards of the world. Indiana University Press, Bloomington.

Murphy, J. B. & Mitchell, L. A. 1974. Ritualized combat behavior of the pygmy mulga monitor lizard, *Varanus gilleni* (*Sauria: Varanidae*). *Herpetologica*, **3**, 90-97.

Neems, R. M., Lazarus, J. & McLachlan, A. J. 1998. Lifetime reproductive success in a swarming midge: trade - offs and stabilizing selection for male body size. *Behavioral ecology*, **9**, 279-286.

Niewiarowski, P. H. & Dunham, A. E. 1994. The evolution of reproductive effort in squamate reptiles: costs, trade-offs, and assumptions reconsidered. *Evolution*, **48**, 137-145.

Olsson, M. 1992. Contest success in relation to size and residency in male sand lizards, *Lacerta agilis*. *Animal behaviour*, **44**, 386-388.

Owen-Smith, N. 1993. Comparative mortality rates of male and female kudus: the costs of sexual size dimorphism. *Journal of animal ecology*, **62**, 428-440.

Owerkowicz, T., Farmer, C. G., Hicks, J. W. & Brainerd, E. L. 1999. Contribution of gular pumping to lung ventilation in monitor lizards. *Science*, **284**, 1661-1663.

Peters, R. H. 1983. The ecological implications of body size. Cambridge University Press, Cambridge, U. K. ex **Gould, G. C. & MacFadden, B. J.** 2004. Gigantism, dwarfism and Cope's rule: "Nothing in evolution makes sense without a phylogeny". *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **285**, 219-237.

Pianka, E. R. 1994. Comparative ecology of *Varanus* in the Great Victoria Desert. *Australian journal of ecology*, **19**, 395-408.

Pianka, E. R., King, D. R. & King, R. A. 2004. Varanoid lizards of the world. Indiana University Press, Bloomington.

Pianka, E. R. 1995. Evolution of body size: Varanid lizards as a model system. *The American naturalist*, **146**, 398-414.

Radford, L. & Payne, F. L. 1989. The reproduction and management of *Varanus dumerilii*. *Int. Zoo Yrbk.*, **28**, 153-155 ex **Pianka, E. R., King, D. R. & King, R. A.** 2004. Varanoid lizards of the world. Indiana University Press, Bloomington.

Ralls, K. 1976. Mammals in which females are larger than males. *The quarterly review of biology*, **51**, 245-276.

Reeve, J. P. & Fairbairn, D. J. 1996. Sexual size dimorphism as a correlated response to selection on body size: an empirical test of the quantitative genetic model. *Evolution*, **50**, 1927-1938.

Reiss, M. J. 1986. Sexual dimorphism in body size: are larger species more dimorphic? *Journal of theoretical biology*, **121**, 163-172.

Reiss, M. J. 1989. The allometry of growth and reproduction. Cambridge: Cambridge University Press ex **Blanckenhorn, W. U.** 2000. The evolution of body size: What keeps organisms small? *The quarterly review of biology*, **75**, 385-407.

Rensch, B. 1959. Evolution above the species level. New York: Columbia University Press ex **Fairbairn, D. J.** 1997. Allometry for sexual size dimorphism: pattern and process in the coevolution of body size in males and females. *Annual review of ecology and systematics*, **28**, 659-687.

Ridley, M. & Thompson, D. J. 1979. Size and mating in *Asellus aquaticus* (Crustacea, Isopoda). *Zeitschrift fur Tierpsychologie*, **51**, 380-397.

Roff, D. A. 1980. Optimizing development time in seasonal environment: the ups and downs of clinal variation. *Oecologia*, **45**, 202-208.

Roff, D. A. 1983. An allocation model of growth and reproduction in fish. *Canadian journal of fisheries and aquatic sciences*, **37**, 1395-1404.

Roff, D. A. 1992. The evolution of life histories: theory and analysis. Chapman and Hall, New York, NY ex **Stamps, J. & Krishnan, V. V.** 1997. Sexual bimaturation and sexual size dimorphism in animals with asymptotic growth after maturity. *Evolutionary ecology*, **11**, 21-39.

Ruby, D. E. 1984. Male breeding success and differential access to females in *Anolis carolinensis*. *Herpetologica*, **40**, 272-280.

- Ryan, M. & Keddy-Hector, A.** 1992. Directional patterns of female mate choice and the role of sensory biases. *The American naturalist*, **139**, S4-S35
- Sebens, K. P.** 1987. The ecology of indeterminate growth in animals. *Annual review of ecology and systematics*, **18**, 371-407.
- Seigel, R. A., Huggins, M. M. & Ford, N. B.** 1987. Reduction of locomotor ability as a cost of reproduction in gravid snakes. *Oecologia*, **73**, 481-485.
- Selander, R. K.** 1965. On mating systems and sexual selection. *The American naturalist*, **99**, 129-141.
- Shammakov, S.** 1981. Reptiles of the plains of Turkmenistan. Acad. Nauk. Turk. SSR, Ashkabad ex **Bennett, D.** 1995. A little book of monitor lizards, Aberdeed: Viper Press.
- Shine, R. & Schwarzkopf, L.** 1992. The evolution of reproductive effort in lizards and snakes. *Evolution*, **46**, 62-75.
- Shine, R.** 1978. Sexual size dimorphism and male combat in snakes. *Oecologia*, **33**, 269-277.
- Shine, R.** 1980. "Costs" of reproduction in reptiles. *Oecologia*, **46**, 92-100.
- Shine, R.** 1986. Food, habits, habitats and reproductive biology of four sympatric species of varanid lizards in tropical Australia. *Herpetologica*, **42**, 346-360.
- Shine, R.** 1988. The evolution of large body size in females: a critique of Darwin's "fecundity advantage" model. *The American Naturalist*, **131**, 124-131.
- Shine, R.** 1989. Ecological causes for the evolution of sexual dimorphism: a review of the evidence. *The quarterly review of biology*, **64**, 419-461.
- Shine, R.** 1990. Proximate determinants of sexual differences in adult body size. *The american naturalist*, **135**, 278-283.
- Schildger, B. J. & Wicker R.** 1992. Endoskopie bei reptilien und amphibien-indikationen, methoden, befunde. *Prakt. Tierarzt*, **73**, 516, 518, 523-526 ex **Pianka, E. R., King, D. R. & King, R. A.** 2004. Varanoid lizards of the world. Indiana University Press, Bloomington.
- Schildger, B. J.** 1992. Zur ultraschalldiagnostik bei reptilien. *Monitor*, **1**, 33-37 ex **Pianka, E. R., King, D. R. & King, R. A.** 2004. Varanoid lizards of the world. Indiana University Press, Bloomington.
- Schmidt-Nielsen, K.** 1984. Scaling: Why is animal size so important? Cambridge, Cambridge University Press ex **Lavers, Ch.** 2003. Why elephants have big ears. St. Martin's Press.

- Smith, G. R., Ballinger, R. E. & Rose, B. R.** 1995. Reproduction in *Sceloporus virgatus* from the Chiricahua mountains of southeastern Arizona with emphasis on annual variation. *Herpetologica*, **51**, 342-349.
- Smith, J. G., Brook, B. W., Griffiths, A. D. & Thompson, G. G.** 2007. Can morphometrics predict sex in varanids? *Journal of herpetology*, **41**, 133-140.
- Smith, K. K.** 1986. Morphology and function of the tongue and hyoid apparatus in *Varanus* (*Varanidae*, *Lacertilia*). *Journal of morphology*, **187**, 261-287.
- Stamps, J. & Krishnan, V. V.** 1997. Sexual bimaturation and sexual size dimorphism in animals with asymptotic growth after maturity. *Evolutionary ecology*, **11**, 21-39.
- Stamps, J. A., Mangel, M. & Phillips, J. A.** 1998. A new look at relationships between size at maturity and asymptotic size. *The American naturalist*, **152**, 470-479.
- Stanner, M. & Mendelssohn, H.** 1987. Sex ratios, population density and home range of *Varanus griseus* in the southern coastal range of Israel. *Amphibia-Reptilia*, **8**, 153-163
- Bennett, D.** 1995. A little book of monitor lizards, Aberdeed: Viper Press.
- Stearns, S. C. & Koella, J. C.** 1986. The evolution of phenotypic plasticity in life-history traits: predictions of reaction norms for age and size at maturity. *Evolution*, **40**, 893-914.
- Stearns, S. C.** 1992. The evolution of life histories. Oxford University Press, New York, NY
- ex **Stamps, J. & Krishnan, V. V.** 1997. Sexual bimaturation and sexual size dimorphism in animals with asymptotic growth after maturity. *Evolutionary ecology*, **11**, 21-39.
- Storr, G. M.** 1964. Some aspects of the geography of australian reptiles. *Senckenbergiana biologica*, **45**, 577-589.
- Taylor, C. R., Heglund, N. C., McMahon, T. A. & Looney, T. R.** 1980. Energetic cost of generating muscular force during running. *Journal of experimental biology*, **86**, 9-18.
- Thompson, G. G. & Pianka, E. R.** 2001. Allometry of clutch and neonate sizes in monitor lizards (*Varanidae:Varanus*). *Copeia*, **2**, 443-458.
- Thompson, G. G., Withers, P.C. & Thompson, S. A.** 1992. The combat ritual of two monitor lizards, *Varanus caudolineatus* and *Varanus gouldii*. *West Australian naturalist*, **19**, 21-25.
- Tilley, S. G.** 1968. Size - fecundity relationships and their evolutionary implications in five desmognathine salamanders. *Evolution*, **22**, 806-816.
- Tokarz, R. R.** 1995. Mate choice in lizards: a review. *Herpetological monographs*, **9**, 17-40.

- Traeholt, C.** 1997a. Population dynamics and status of water monitor lizards, *Varanus salvator*, in two different habitats of Malaysia. *Wetlands biodiversity and development: proceedings of workshop 2 of the International Conference on Wetlands and development* ex **Pianka, E. R., King, D. R. & King, R. A.** 2004. Varanoid lizards of the world. Indiana University Press, Bloomington.
- Travis, J.** 1989. The role of optimizing selection in natural populations. *Annual review of ecology and systematics*, **20**, 279-296.
- Trivers, R. L.** 2002. Natural selection and social theory, selected papers of Robert Trivers. Oxford University Press.
- Watts, P. C., Buley, K. R., Sanderson, S., Boardman, W., Ciofi, C. & Gibson, R.** 2006. Parthenogenesis in Komodo dragons. *Nature*, **444**, 1021-1022.
- Weeks, S. C.** 1996. The hidden cost of reproduction: reduced food intake caused by spatial constraints in the body cavity. *Oikos*, **75**, 345-349.
- Werner, E. E. & Anholt, B. R.** 1993. Ecological consequences of the trade - off between growth and mortality rates mediated by foraging activity. *The American naturalist*, **142**, 242-272.
- Wikelski, M., Carrillo, V. & Trillmich, F.** 1997. Energy limits to body size in a grazing reptile, the Galapagos marine iguana. *Ecology*, **78**, 2204-2217.
- Wiley, R. H.** 1974. Evolution of social organization and life-history patterns among grouse. *The quarterly review of biology*, **49**, 201-227.
- Williams, G. C.** 1966. Adaptation and natural selection. Princeton University Press, Princeton, N. J ex **Shine, R.** 1988. The evolution of large body size in females: a critique of Darwin's "fecundity advantage" model. *The American naturalist*, **131**, 124-131.
- Wilson, E. O.** 1975. Sociobiology: The new synthesis. Harvard University Press, Cambridge, MA.
- Wittenberger, J. F.** 1978. The evolution of mating systems in grouse. *Condor*, **80**, 126-137.
- Wittenberger, J. F.** 1979. A model for delayed reproduction in iteroparous animals. *The American naturalist*, **114**, 439-446.
- Ziegler, T. & Böhme, W.** 1999. Genital morphology and systematics of two recently described monitor lizards of the *Varanus (Euprepriosaurus) indicus* group. *Mertensiella*, **11**, 121-128 ex **Pianka, E. R., King, D. R. & King, R. A.** 2004. Varanoid lizards of the world. Indiana University Press, Bloomington.

Ziegler, T., Böhme, W. & Philipp, K. M. 1999a. *Varanus caerulivirens* sp. n., a new monitor lizard of the *V. indicus* group from Halmahera, Moluccas, Indonesia (*Squamata: Sauria: Varanidae*). *Herpetozoa*, **12**, 45-56 ex **Pianka, E. R., King, D. R. & King, R. A.** 2004. *Varanoid lizards of the world*. Indiana University Press, Bloomington.

Ziegler, T., Philipp, K. M. & Böhme, W. 1999b. Zum artstatus und zur genitalmorphologie von *Varanus finschi* Böhme, Horn und Ziegler, 1994, mit neuen verbreitungsangaben für *V. finschi* und *V. doreanus* (A. B. Meyer, 1874) (*Reptilia. Sauria: Varanidae*). *Zool. Abh. Dresden*, **50**, 267-279 ex **Pianka, E. R., King, D. R. & King, R. A.** 2004. *Varanoid lizards of the world*. Indiana University Press, Bloomington.

Zug, G. R., Vitt, L. J. & Caldwell, J. P. 2000. *Herpetology, An introductory biology of amphibians and reptiles*, pp. 499-501. San Diego: Academic Press.

7 Příloha

název	SVL ♂ (cm)	přepočet SVL ♂ (cm)	log přep. SVL ♂	SVL ♀ (cm)	přepočet SVL ♀ (cm)	log přep. SVL ♀	souboj	zdroj
<i>V. acanthurus</i>	24,1	24,1	1,4	21,0	21,0	1,3	ne	23
<i>V. albigularis</i>	61,0	61,0	1,8	49,8	49,8	1,7	ano	12
<i>V. baritji</i>	17,1	17,1	1,2	17,1	17,1	1,2	?	23
<i>V. bengalensis</i>	58,0	68,9	1,8	46,0	54,6	1,7	ano	3
<i>V. caerulivirens</i>	40,0	40,0	1,6	37,5	37,5	1,6	?	31
<i>V. doreanus</i>	46,0	46,0	1,7	46,0	46,0	1,7	?	32
<i>V. dumerili</i>	54,0	54,0	1,7	43,0	43,0	1,6	ano	dopočítáno z 25
<i>V. eremius</i>	14,8	17,6	1,3	13,4	15,9	1,2	ano	28
<i>V. exanthematicus</i>	32,0	32,0	1,5	32,0	32,0	1,5	ne	23
<i>V. finschi</i>	30,5	30,5	1,5	30,5	30,5	1,5	?	10 a 32
<i>V. flavescens</i>	31,5	31,5	1,5	31,5	31,5	1,5	ne	1
<i>V. giganteus</i>	81,0	81,0	1,9	64,8	64,8	1,8	ano	16
<i>V. gilleni</i>	12,3	12,3	1,1	12,7	12,7	1,1	ano	18
<i>V. glauerti</i>	19,8	23,5	1,4	17,8	21,1	1,3	ne	18
<i>V. glebopalma</i>	31,4	37,3	1,6	25,2	29,9	1,5	ne	28
<i>V. gouldii</i>	31,1	36,9	1,6	26,7	31,7	1,5	ano	28
<i>V. griseus griseus</i>	46,0	46,0	1,7	38,0	38,0	1,6	ano	29
<i>V. griseus caspius</i>	58,5	58,5	1,8	46,0	46,0	1,7	ano	26
<i>V. griseus koniecznyi</i>	37,0	37,0	1,6	34,0	34,0	1,5	ano	2
<i>V. indicus</i>	32,0	38,0	1,6	27,5	32,7	1,5	ano	23
<i>V. jobiensis</i>	44,5	44,5	1,7	45,0	45,0	1,7	ne	22
<i>V. keithhornei</i>	26,0	26,0	1,4	26,0	26,0	1,4	ano	23
<i>V. kingorum</i>	10,4	10,4	1,0	9,2	9,2	1,0	ne	18
<i>V. komodoensis</i>	140,0	140,0	2,2	99,0	99,0	2,0	ano	dopočítáno z 21
<i>V. macraei</i>	36,0	36,0	1,6	31,3	31,3	1,5	?	8
<i>V. melinus</i>	42,0	42,0	1,6	34,7	34,7	1,5	?	9 a 13
<i>V. mertensi</i>	34,8	34,8	1,5	34,7	34,7	1,5	ano	28
<i>V. mitchelli</i>	32,0	32,0	1,5	32,0	32,0	1,5	ne	27
<i>V. niloticus</i>	91,0	91,0	2,0	73,7	73,7	1,9	ano	23
<i>V. olivaceus</i>	65,0	65,0	1,8	50,9	50,9	1,7	ano	23
<i>V. panoptes</i>	54,7	65,0	1,8	38,6	45,8	1,7	ano	dopočítáno z 27
<i>V. pilbarensis</i>	14,5	17,2	1,2	12,1	14,4	1,2	?	18
<i>V. prasinus</i>	29,5	29,5	1,5	29,5	29,5	1,5	ano	20
<i>V. primordius</i>	12,0	12,0	1,1	12,0	12,0	1,1	?	23
<i>V. rudicollis</i>	33,6	33,6	1,5	33,6	33,6	1,5	?	23
<i>V. salvadorii</i>	61,8	61,8	1,8	61,8	61,8	1,8	ano	23
<i>V. salvator andamanensis</i>	71,0	71,0	1,9	61,0	61,0	1,8	ano	19

<i>název</i>	SVL ♂ (cm)	přepočet SVL ♂ (cm)	log přep. SVL ♂	SVL ♀ (cm)	přepočet SVL ♀ (cm)	log přep. SVL ♀	souboj	zdroj
<i>V. salvator marmoratus</i>	39,1	46,4	1,7	34,2	40,6	1,6	ano	7
<i>V. salvator salvator</i>	92,0	92,0	2,0	76,0	76,0	1,9	ano	30
<i>V. salvator nuchalis</i>	41,0	41,0	1,6	41,0	41,0	1,6	ano	dopočítáno z 14
<i>V. scalaris</i>	25,0	25,0	1,4	25,0	25,0	1,4	ano	23
<i>V. semiremex</i>	25,0	25,0	1,4	25,0	25,0	1,4	ano	23
<i>V. spenceri</i>	50,0	50,0	1,7	45,0	45,0	1,7	ano	23
<i>V. storri</i>	13,9	13,9	1,1	12,6	12,6	1,1	ano	18
<i>V. timorensis</i>	25,3	25,3	1,4	25,3	25,3	1,4	ne	dopočítáno z 6
<i>V. tristis</i>	30,5	30,5	1,5	30,5	30,5	1,5	ne	23
<i>V. varius</i>	76,5	76,5	1,9	57,5	57,5	1,8	ano	11
<i>V. yuwonoi</i>	53,2	53,2	1,7	53,2	53,2	1,7	?	15 a 33
<i>H. horridum</i>	47,0	47,0	1,7	47,0	47,0	1,7	ano	4
<i>H. suspectum</i>	36,0	36,0	1,6	36,0	36,0	1,6	ano	5

- Auffenberg et al., 1989 ex Pianka et al., 2004
- Auffenberg et al., 1990 ex Bennett, 1995
- Auffenberg, 1979 ex Pianka et al., 2004
- Beck & Lowe, 1991
- Beck, unpublished data ex Pianka et al., 2004
- Bennett, 1998 ex Pianka et al., 2004
- Bennett, 2000 ex Pianka et al., 2004
- Böhme & Jacobs, 2001 ex Pianka et al., 2004
- Böhme & Ziegler, 1997a ex Pianka et al., 2004
- Böhme et al., 1994 ex Pianka et al., 2004
- Carter, 1999a ex Pianka et al., 2004
- De Waal, 1978 ex Bennett, 1995
- Dedlmar & Böhme, 2000 ex Pianka et al., 2004
- Gaulke, 1992 ex Pianka et al., 2004
- Harvey & Barker, 1998 ex Pianka et al., 2004
- Heger, 2000 ex Pianka et al., 2004
- Horn, 1977
- James et al., 1992
- Kala, 1998 ex Pianka et al., 2004
- Loveridge, 1948 ex Pianka et al., 2004
- Lutz & Lutz, 1991
- Mertens, 1951 ex Pianka et al., 2004
- Pianka et al., 2004
- Pianka, 1994a
- Radford & Payne, 1989 ex Pianka et al., 2004
- Shammakov, 1981 ex Bennett, 1995
- Shine, 1986
- Smith et al., 2007
- Stanner & Mendelssohn, 1987 ex Bennett, 1995
- Traeholt, 1997a ex Pianka et al., 2004
- Ziegler et al., 1999a ex Pianka et al., 2004
- Ziegler et al., 1999b ex Pianka et al., 2004
- Ziegler & Böhme, 1999 ex Pianka et al., 2004