

Univerzita Karlova, Přírodovědecká fakulta

katedra zoologie

zaměření: ekologie a etologie

diplomová práce

Individuální a druhově specifické strategie vybraných druhů

č.Boidae

Antipredační a potravní chování

Veronika Cikánová

Školitel: Doc.RNDr. Daniel Frynta Dr.

Praha 2007

Prohlašuji, že jsem diplomovou práci vypracovala
samostatně, pouze za použití citované literatury

Poděkování

Chtěla bych poděkovat svému školiteli Danielu Fryntovi za velice cenné rady během zpracovávání diplomové práce i jindy. Dále bych chtěla poděkovat Olze Šimkové a Petře Frýdlové za spolupráci při sběru dat. A nakonec patří můj dík i mé rodině, za podporu, pomoc a toleranci, zejména když jsem se v posledních týdnech před odevzdáním DP úplně přestala podílet na udržování domácnosti.

Obsah

Úvod	1
Metodika	3
1.Studované druhy	3
2.Ubytování zvířat	3
3.Krmení	4
4. Vážení	4
4.1. Sledované typy antipredačního chování	5
4.1.1.Kousání a útočení	5
4.1.2. Syčení	5
4.1.3. Defekace a použití repelentních látek	5
5. Sledované potravní chování	6
6. Pokusy	6
7. Použité statistické metody	6
Přehled literatury	7
1.Antipredační chování	7
1.1.Typy antipredačních odpovědí	7
1.2.Distribuce antipredačního chování	8
2.Potravní chování	9
2.1. Vliv ontogeneze	9
3.Přechod na Antily	10
4. Studované druhy	11
4.1. <i>Epicrates inornatus</i> (hroznýšovec portorický)	11
4.2. <i>Epicrates angulifer</i> (hroznýšovec kubánský)	11
4.3. <i>Epicrates subflavus</i> (hroznýšovec jamajský)	12
4.4. <i>Epicrates striatus</i> (hroznýšovec bahamský)	12
4.5. <i>Eunectes notaeus</i> (anakonda žlutá)	12
4.6. <i>Eunectes murinus</i> (anakonda velká)	12
4.7. <i>Epicrates cenchria maurus</i> (hroznýšovec duhový)	13
4.8. <i>Boa constrictor</i> (hroznýš královský)	13
4.9. <i>Acrantophis dumerili</i> (hroznýšovec madagaskarský)	13
4.10. <i>Corallus hortulanus</i>	13
4.11. <i>Corallus ruschenbergerii</i>	13
4.12. <i>Candoia carinata paulsoni</i>	13
Výsledky	14
1.Antipredační chování	14
1.1.Charakteristika druhů	14

1.1.1. Kvalitativní data	14
1.1.2. Kvantitativní data	18
1.1.2.1. Chování během standardního vážení.	18
1.1.2.2. Srovnání chování během standardního vážení a během skenování	37
1.2. Mezidruhové srovnání	39
1.2.1. Věk do čtyř měsíců včetně	39
1.2.1.1. Kousání a útočení	40
1.2.1.2. Syčení	41
1.2.1.3. Repelentní látky a defekace	42
1.2.2. Věk 5-24 měsíců	43
1.2.2.1. Kousání a útočení	44
1.2.2.2. Syčení	45
1.2.2.3. Repelentní látky a defekace	46
2. Potravní chování	47
2.1. Charakteristika druhů	47
2.1.1. Kvalitativní data	47
2.1.2. Kvantitativní data	51
2.2. Mezidruhové srovnání	65
2.2.1. Věk do čtyř měsíců včetně	65
2.2.2. Věk 5-24 měsíců	67
3. Srovnání antipredačního a potravního chování	69
3.1. Vnitrodruhové korelace	69
4. Fylogeneze	72
Diskuze	77
1. Interpretace výsledků	77
1.1. Typy antipredačního chování	77
1.1.1. Syčení	78
1.1.2. Kousání a útočení	78
1.1.3. Defekace a použití repelentních látek	79
1.2. Fylogenetická příbuznost antipredačního chování	80
1.3. Potravní chování	81
1.4. Korelace antipredačního a potravního chování	81
1.4.1. Pomalý vs. rychlý typ chování	82
1.4.2. Antipredační chování vs. rychlost lovu a růst	83
1.4.3. Zbytek	83
1.5. Shrnutí	83
2. Přejít na Antily	84

Úvod

Ve své diplomové práci jsem se zabývala antipredačním chováním (obrannou reakcí na predátora) a potravním chováním, zaměřeným na lov kořisti.

Na první pohled by se mohlo zdát, že právě hadi nebudou ve svých projevech příliš různorodí, ale ve skutečnosti sledují celou řadu nejrozumnějších strategií. Dokonce i když se omezíme pouze na dosud poměrně málo studovanou čeleď *Boidae*.

Prvním cílem mé diplomové práce bude kvantifikace jednotlivých prvků antipredačního a potravního chování u jednotlivých druhů i následné mezidruhové srovnání.

Na základě tohoto srovnání bych chtěla zjistit, jaké faktory ovlivňují distribuci sledovaného chování.

Mohlo by se jednat o ontogenezi, tedy o rozdílné chování zvířete v daném stupni vývoje. Ten lze počítat buď podle věku zvířete nebo jeho velikosti. Hadi rostou celý život a existují jak druhy pomalu rostoucí, které dospívají až ve věku 5 - 10 let, jako je například bradavičník *Acrochordus arafurae* (Houston a Shine 1994) nebo naopak druhy rostoucí velice rychle, jako je například krajta mřížkovaná.

Dalším z faktorů může být fylogeneze, příbuzné druhy by si měly být podobné. Pokud tomu tak skutečně je, měla by být po vynesení zjištěných údajů na kladogram (např. podle Burbrinka 2005) zřejmá ancestrální podoba znaku.

Posledním z majoritních faktorů je ekologie. Zajímavé bude sledovat její vliv u příbuzných druhů (a rodů) jako jsou anakondy (*Eunectes*) a hroznýšovci (*Epicrates*) z jihoamerické pevniny a z různých ostrovů Velkých Antil, případně s nimi sympatrický (na kontinentě), ale poměrně vzdáleně příbuzný hroznýš královský (*Boa constrictor*).

Dalším cílem mé diplomové práce je i technologie chovu, která by mohla být užitečná hlavně u výše zmiňovaného r. *Epicrates*. Mnohé z druhů Velkých Antil jsou ohrožené, především devastací lesních porostů na ostrovech. Některé jsou navíc specializované na ektotermní kořist (*E. striatus*, *E. monensis* - Nellis et al. 1983), až v dospělosti se přepínají na endotermní živočichy, proto péče o ně v zajetí bývá obtížná.

Protože informace o antipredačním chování druhů z č. *Boidae* jsou poměrně anekdotické (Hecht et al. 1955), zmíněné většinou spíše mimochodem během výzkumu

něčeho jiného (Lourdais et al.2006, Tolson 1987), doufám, že moje práce bude přínosem k dosavadním znalostem o námi studovaných družích.

Metodika

1. Studované druhy

Název druhu latinsky	Název druhu česky	počet vrhů	počet jedinců
<i>Epicrates inornatus</i>	hroznýšovec portorický	2	22
<i>Epicrates angulifer</i>	hroznýšovec kubánský	25	131
<i>Epicrates subflavus</i>	hroznýšovec jamajský	3	58
<i>Epicrates striatus</i>	hroznýšovec bahamský	2	35
<i>Eunectes notaeus</i>	anakonda žlutá	1	16
<i>Eunectes murinus</i>	anakonda velká	1	2
* <i>Epicrates cenchria maurus</i> - obyčejní	hroznýšovec duhový	8	70
* <i>Epicrates c. maurus</i> - Venezuela	hroznýšovec duhový	2	41
<i>Boa constrictor constrictor</i>	hroznýš královský	1	23
<i>Boa constrictor imperator</i>	hroznýš královský	4	59
<i>Boa constrictor occidentalis</i>	hroznýš královský	1	4
<i>Acrantophis dumerili</i>	hroznýšovec madagaskarský	3	19
<i>Corallus hortulanus</i>	psohlavec orinocký	1	2
<i>Corallus ruschenbergerii</i>	psohlavec	1	2
<i>Candoia carinata paulsoni</i>		1	1

*Dva typy odlišné zbarvením a do jisté míry i chováním, proto jsou hodnoceny odděleně.

2. Ubytování zvířat

Podle velikosti jsou hadi umístěni v několika typech ubikací. Nejmenší hadi do cca 100g bydlí v plastových krabičkách o rozměrech 16x16x10 cm, jako substrát používáme noviny. Odrostlejší mláďata (nebo velká už při narození) umístíme do skleněných terárií o rozměrech 30x30x30 nebo 30x30x20 cm. Po dosažení přibližně 300-500g hady přesunujeme do terárií o rozměrech 60x30x30 nebo 30x20x50 cm. Největší hadi bydlí v teráriích o rozměrech 68x38x90cm. Ve všech teráriích je jako substrát použita mulčovací kůra, výjimečně noviny, drcený kokosový substrát nebo piliny.

Hadi bydlí po jednom, výjimečně v nouzových případech na několik týdnů po dvou (vždy individuálně rozeznatelní podle zaznamenané kresby hlavy). Výjimkou jsou nejstarší mláďata v největších teráriích, která bydlí po dvou, opět jsou individuálně rozpoznatelná.

V teráriích mají kromě substrátu už jen misku s vodou. V krabičkách je to jakákoliv nádoba přiměřené velikosti, v teráriích stejná krabička, jaká slouží k ubytování nejmenších mláďat. Ta má ve víku díru velkou tak, aby se jí had akorát protáhl, aby nedocházelo k převlhčení terária. Protože nemáme možnost kontrolovat hady denně, je výhodná i proto, že

se voda tak rychle neodpařuje a pokud dojde k jejímu zvržení, udrží víčko dostatek vody k tomu, aby had přežil do další kontroly.

Oba druhy psohlavců (*Corallus hortulans* a *C. ruschenbergerii*) spolu s druhem *Candoia carinata* mají kromě výše uvedeného k dispozici ještě větve.

Vytápění zajišťují topné kabely (u největších terárií topné kameny) připojené přes termostat, který topení vypne, pokud teplota místnosti přesáhne 28°C. Hadi mají tedy k dispozici buď gradient cca 25-28°C, nebo stabilních 28°C.

3. Krmení

Nejmenší mlád'ata krmíme jednou týdně, větší potom jednou za 14 dní až jednou za měsíc. Standardní potravou jsou bílé laboratorní myši, případně potkani, u větších hadů *Epicrates angulifer*, *E. inornatus*, *Boa constrictor constrictor*, *Eunectes notaeus* a *E. murinus* jsou to kuřecí krky, u *Epicrates subflavus* a většiny jedinců druhu *E. striatus* kuřecí maso (na krky ještě nejsou dost velké). Myši dostávají obvykle živé, krky a maso spolu s Roboranem (vitamínový přípravek).

Pokud hadům nabízíme jinou kořist, při prvním nabídnutí změříme rychlost lovu, aby bylo možné srovnat rychlost lovu běžné a neznámé kořisti. K méně běžným typům kořisti patří myši bodlinaté (r. *Acomys*), divoké myši (r. *Mus*) - oboje přebytky z chovu, křečící (r. *Phodopus*), křečci (r. *Mesocricetus*) a maso z leguána (r. *Iguana*) – jednalo se o zbytek z pitvy, na leguána spadla jakási součást vybavení terária. Zcela výjimečně jsme měly možnost zkrmit i odlomený ocásek (r. *Teratoscincus*, *Eublepharus*) a jednou i mrtvé mládě korálovky (r. *Lamprophis*) – nevylíhlo se. Tuto korálovku žádný z našich hadů nebyl ochoten pozřít.

Velikost kořisti se obvykle pohybuje mezi 10-20%. U některých druhů (*E. striatus*, *E. subflavus*), případně jedinců z jiných druhů, bylo nutné krmit hady násilím.

4. Vážení

Mladší hady vážíme před každým krmením, tj. přibližně jednou týdně, když dosáhnou věku jednoho roku, prodloužíme interval na každé druhé až třetí krmení. Výjimkou je jen druh *Candoia carinata paulsoni*. Je to zvíře citlivé na jakékoliv rušení, vážíme ho tedy jen pokud mu měníme vodu, tj. jednou za přibližně tři týdny, a to přesto, že rozhodně patří mezi nejmenší mlád'ata.

Interval vážení tedy může u nejstarších jedinců (kteří váží minimálně 300-500g) dosáhnout až tří měsíců.

Manipulujeme s nimi buď pomocí háčku, nebo je bereme do ruky, způsob manipulace je zohledněn ve statistických analýzách.

4.1. Sledované typy antipredačního chování

4.1.1. Kousání a útočení

Pro analýzy jsem tyto dva typy sloučila, protože jsou někdy obtížně rozlišitelné. Hadi navíc často používají oba typy, mnohdy i při jednom vážení. Přesto lze vysledovat určité rozdíly.

Kousání jako antipredační strategie je od predáčně míněného snadno odlišitelné. Pokud had loví, slouží mu kousnutí zřejmě hlavně k přesnému zacílení kořisti, kterou posléze omotá smyčkami a uškrtí. Snaží se tedy zakousnout a už zakousnutý zůstat.

Antipredační kousání slouží k vylekání a odehnání predátora, proto had jenom rychle zaútočí a zase se stáhne.

Útočení se liší v tom, že had nemíří a nesnaží se kousnout. Jde jen o rychlé výpady přibližně směrem k hrozbě.

4.1.2. Syčení

Všeobecně rozšířenou představou je, že syčení je zcela běžný zvukový projev každého hada, ale není tomu úplně tak. Jako běžnou antipredační strategii ho používá zejména hroznýš královský (*Boa constrictor*), kdy had "sedí" na místě a syčí, často několik minut. Hroznýšovci rodu *Epicrates* syčí poměrně zřídka, jedná se o velmi krátké zasyčení, zpravidla doprovázející útok. Například u psohlavců (r. *Corallus*) a anakond (r. *Eunectes*) jsme ho nezaznamenaly vůbec.

4.1.3. Defekace a použití repelentních látek

Zaznamenávaly jsme buď samostatné použití repelentních látek, které had vylučuje ze žláz v oblasti kloaky nebo defekaci. Ta je obvykle pravděpodobně spojená s produkcí repelentních látek, ale abychom si mohly být jisté, byla by potřeba nějaká bližší analýza výsledného produktu. Pro statistické zpracování jsem opět tyto dva prvky sloučila.

Zcela běžně se tato antipredační strategie objevuje u hroznýšovce kubánského (*Epicrates angulifer*) a hroznýšovce jamajského (*E. subflavus*), často i u hroznýšovce

bahamského (*E. striatus*). Naopak u jiných druhů (např. *Corallus hortulans*, *Acrantophis dumerili*) se zřejmě jedná o zcela výjimečně používanou strategii, kterou jsme zaznamenaly pouze při sondování, případně skenování. Další druhy (např. *Boa constrictor*) jí nepoužívají vůbec.

5. Sledované potravní chování

Během běžného krmení jsme rychlost lovu rozdělily do několika kategorií, vycházejících z chování hadů:

- 1) do 5 vteřin (prakticky okamžitě, kořist často ani nedopadne na zem)
- 2) do 10 vteřin
- 3) do přibližně 2hodin
- 4) později (znamená, že had kořist sežral)

V záznamech se místy vyskytuje ještě další kategorie, ulovení do večera, ale z praktických důvodů jsme od ní upustily.

Pro analýzy jsem tyto kategorie sloučila do dvou, první znamená lov do deseti vteřin, druhá lov za jakoukoliv jinou dobu (pro odlišení případů, kdy had předloženou kořist nesežral).

6. Pokusy

Jediným pokusem, který nesouvisel s běžným vážením a krmením zvířat bylo skenování. Slouží k zjištění počtu břišních štítků. Je spojené s fotografováním hlavy a měřením některých rozměrů na hlavě pomocí elektronického posuvného měřítka. Součástí této práce bude jenom chování hadů během této procedury.

7. Použité statistické metody

Výsledky jsem zpracovávala v programu Statistica. Použité analýzy byly generalizovaný nelineární model – GLZ (zjištění vlivu věku, hmotnosti, jedince a typu manipulace), Chí-kvadrát (přesnější stanovení vlivu jedince v rámci stanovených věkových skupin), Kruskal-Wallisovu ANOVU (pro zjištění rozdílů mezi druhy) Mann-Whitneyův test (pro porovnání dvojic druhů), Znaménkový test (pro srovnání rozdílů mezi běžným vážením a skenováním) a Spearmannovu korelaci (pro srovnání jednotlivých parametrů chování v rámci druhu).

Podrobnosti týkající se použitých metod jsou uvedeny v odpovídajících kapitolách Výsledků.

Přehled literatury

1. Antipredační chování

Hadi jsou sice spíše známi jako predátoři, ale je mnoho živočichů, pro které se i oni mohou stát kořistí, jako jsou ptáci (*Tyto alba* - Yom-Tov a Wool 1997, *Corvus brachyrhynchos* – Shine et al. 2000, Shine et al. 2001), větší hmyzožravci, šelmy i jiní hadi (*Aspidelaps scutatus* – Shine et al. 1996, r. *Cacophis* – Shine 1980a, *Vermicella annulata* – Shine 1980b).

1.1. Typy antipredačních odpovědí

Existuje mnoho různých typů antipredačních odpovědí. Nejjednodušší a mezi hady široce rozšířenou strategií je zůstat schovaný a nevylézat (*Opheodris aestivus* – Plummer 1993, *Rhinoplocephalus bicolor* – Shine 1986, *Hoplocephalus stephensii* – Fitzgerald et al. 2004). Je to patrné zejména při snahách o odchyt většího množství hadů. V reprodukční sezóně obvykle tvoří většinu vzorku samci, kteří jsou tou dobou aktivnější a hledají samice (*Pseudechis porphyriacus* – Shine 1987, *Vipera berus* – Madsen et al. 1993, Lindell a Forsman 1996, *Morelia spilota* – Pearson et al. 2005, *Simoselaps bertholdi* – How a Shine 1999, *Stegonotus cucullatus* – Brown et al. 2005), v pozdější době jsou zastoupeny zejména březí samice, které se častěji sluní, aby zajistily vhodnou teplotu pro vývoj zárodků (*Liasis fuscus* - Shine a Madsen 2006, *Morelia kinghorni* – Fearn et al. 2005, *Coronella austriaca* – Luiselli 1996, *Vipera aspis* – Bonnet a Naulleau 1996, *Epicrates inornatus* - Puente-Rolón a Bird-Pico 2004).

Další z antipredačních strategií je útek (*Thamnophis ordinoides* – Brodie III 1992, 1993a), který často alternuje kousání a útočení (*Thamnophis sirtalis* - Garland Jr. 1988, *Stegonotus cucullatus* – Brown et al. 2005, *Coluber constrictor* – Creer 2005). Obvykle se má za to, že had útočí spíše za nižší teploty, kdy nemůže utéct dostatečně rychle (*Thamnophis radix* – Arnold a Bennet 1984, *T. sirtalis* Shine et al. 2000, Langkilde et al. 2004), ale byly zaznamenány i opačné tendence (*Pituophis melanoleucus*, *Coluber constrictor*, *Lampropeltis calligaster* – Keogh a DeSerto 1994).

Zajímavým případem jsou vlnožilové (*Laticauda laticaudata* a *Laticauda colubrina*), kteří buď utečou, nebo se spolehnou na kryptické zbarvení, a to i přes to, že jsou vysoce jedovatí (Shine et al. 2003a, Shine a Shetty 2001).

Je vůbec sporné, jestli lze jed označit jako antipredační prvek, protože jedovatí hadi ho používají hlavně k lovu a obvykle dělají co mohou, aby ho nemuseli plýtvat zbytečně. U korálovcovitých (č. *Elapidae*) se objevuje aposematické zbarvení (Brodie III 1993b) nebo (u některých větších druhů) vztyčení přeni části těla a zploštění zadní části krku (*Notechis scutatus* – Bonnet et al.2005), podobně jako u některých jedovatých hadů č. colubridae (*Rhabdophis tigrinus* – Mori a Burghard 2001). U č. *Viperidae* se objevuje např. syčení a stáčení těla do esovitých smyček (zmije), nebo známé chřestění ocasem (chřestýši) (Henderson 1872, Moon 2001, r.*Crotalus* a *Sistrurus* – Fenton a Licht 1990).

Podobné vibrování ocasem se nachází i u mnoha druhů užovkovitých hadů (č. Colubridae), kde může mít buď podobu antipredační strategie, tehdy se jedná o rychlé kmitání (*Lampropeltis getulus* – Conant 1934, *Pituophis lineaticollis* – Sánchez-Herrera et al. 1981), nebo naopak může být součástí predacího chování – návnadou, lákající hmyzožravou kořist. Tehdy se špička ocasu pohybuje spíše zvolna (*Elaphe obsoleta* – Tiebout III 1997).

Poměrně pasivní strategií používanou až jako reakci na dotyk je defekace, případně produkce repelentních látek (Weldon a Leto 1995, *Epicrates monensis* - Nellis et al.1983, Young et al.1999, *E. cenchria maurus* – Lourdais et al.2006, ostrovní druhy r.*Epicrates* – Tolson 1987).

Velice zajímavou a zřejmě zřídka používanou strategií je krvácení z nozder, očí a tlamy. Toto chování bylo pozorováno u hroznýška *Tropidophis pardalis* jako reakce na uchopení (Hecht et al. 1955). Tato krev obsahuje jen málo červených krvinek, nesráží se a není toxická, má zřejmě jen odradit predátora, podobně jako výše zmíněné repelentní látky.

Další reakcí na dotyk může být stočení se do koule s hlavou uvnitř smyček, typické zejména pro krajtovku (*Calabaria reinhardti*) nebo pro krajtú královskou (*Python regius*), které se dokonce v angličtině říká Ball Python (Aubret et al.2003). Vyskytuje se i u dalších druhů, jako je hroznýšovec *Epicrates inornatus* (Grant 1933) nebo anakonda *Eunectes deschauenseei* – Dirksen 2002).

1.2.Distribuce antipredačního chování

Distribuce antipredačního chování může být ovlivněná celou řadou faktorů. Vzhledem k obecně rychlé koevoluci ve vztahu predátor – kořist (*Dendrelaphis* a *Pseudechis* vs. *Bufo marinus* – Phillips a Shine 2004) by měla být jedním z nejdůležitějších faktorů ekologie daného druhu, a to hlavně přítomnost, denzita i typ

predátora. Rozdíly se mohou objevit i v rámci jednoho druhu, pokud každá z populací žije v jiném prostředí (*Notechis scutatus* – Bonnet et al.2005).

Rozdíly mohou být i v období testování. Pokud se had právě zabývá něčím důležitějším (jako je páření nebo hledání samice), může být jeho antipredační odpověď méně výrazná (*Thamnophis sirtalis* – Shine et al.2003b, *Tropidonophis mairii* – Brown a Shine 2004).

Rozhodující může být i chování predátora. Pokud útočí na hlavu zvířete, had se spíš stočí a hlavu schová v závitech. Pokud si jako cíl vybere jinou část těla, had se raději pokusí utéct, případně se bránit kousáním (*Thamnophis sirtalis* – Langkilde et al.2004).

S tím souvisí i strategie používaná mnoha druhy hadů – nápadný ocas, s kterým v případě ohrožení i pohybují, aby odpoutaly pozornost predátorů od zranitelnější hlavy (Green 1973).

2.Potravní chování

2.1. Vliv ontogeneze

Velice zajímavou částí potravního chování je tzv. ontogenetické přepnutí (ontogenetic shift) – tedy, že had žere jeden typ potravy jako mládě a v určitém stupni ontogenetického vývoje se “přepne“ na typ jiný.

Běžně se vyskytuje u menších druhů zmijí a užovek, kde se obvykle mlád'ata živí bezobratlými nebo ještěrkami, případně jinou drobnou kořistí a dospělí (zvláště samice, které bývají větší) loví hlodavce nebo jinou větší kořist (ryby, obojživelníky) (*Thamnophis atratus*, Lind a Welsh 1994, *Nerodia rhombifera* – Plummer, Goy 1984, *Coronella austriaca* - Luiselli et al.1995, *Natrix natrix* – Luiselli a Capula 1997)

Určité tendence ke změně stravy lze najít i u jinak velice málo vybíravých zvířat (*Boiga irregularis*, Shivik a Clark 1999) nebo u hodně velkých (*Python reticulatus* – Shine et al. 1998)

Trochu odlišná situace nastává například u hroznýšovců r. *Epicrates*. Mlád'ata některých druhů žerou anolisů (*E. monensis* – Nellis et al.1983, *E. striatus* – Reháček 1982), zřejmě z podobných příčin jako výše zmíněné zmije a užovky. Některé druhy anolisů jsou dostatečně malé a na Antilách je jich dostatek (*Anolis coopmani*, *A. monticola* – Moermond 1979, *A. clivicola*, *A. alutaceus* – Schwartz a Garrido 1971, *A. sagrei* – Kolbe et al.2004). Plazi tvoří největší podíl místní fauny, anolisové a jiní drobní ještěři dokonce přibližně polovinu všech druhů obratlovců (Hedges 1996). Problém pak nastává v tom, že malí

hroznýšovci se už rodí s představou, co by měli žrát a nejsou ochotni pozřít nic jiného než ještěrky (například myšata), i když mají vhodnou velikost.

3. Přejchod na Antily

Přesun na ostrov může přinést řadu změn, a to v antipredačním (*Notechis scutatus* – Bonnet et al. 2005) i potravním chování (*Natrix natrix* – Luiselli a Capula 1997).

Většina hroznýšovců rodu *Epicrates* žije na ostrovech Velkých Antil (Tolson 1987). Na pevnině žije hroznýšovec duhový (*Epicrates cenchria*) a všechny anakondy (r. *Eunectes*), které by měly být ostrovním hroznýšovcům příbuznější než zmiňovaný *E. cenchria* (Burbrink 2005).

Na Antilách nežijí žádní větší predátoři, jen štetinatci (r. *Solenodon*) na Kubě a na Haiti (Woods 1976, Allen 1912) a někteří větší anolisové na Kubě (Brach 1976, Leal a Losos 2000, Garrido et al. 1991), kteří by mohli znamenat hrozbu pro novorozené hady, ale ne pro dospělé.

Nejvíce potenciálních predátorů se tedy vyskytuje na Kubě, s čímž může souviset i větší porodní velikost mláďat hroznýšovce kubánského (*Epicrates angulifer*), tedy přibližně 160g proti asi 15 – 20g u jiných druhů (*E. striatus*, *subflavus*, *inornatus*).

Dalším vysvětlením větší porodní velikosti může být i konkurence ze strany dalších z kubánských hadů - hroznýšků r. *Tropidophis* (Rodríguez-Roblez a Greene 1996). Ti se sice vyskytují i na dalších ostrovech kromě Kuby – na Jamajce, Haiti, Bahamách a přilehlých ostrůvcích, ale není jich tam tolik (Schwartz 1975, Hedges a Garrido 1992, 1999, Domínguez et al. 2006, Hedges et al. 1999, 2001).

Dalším rozdílem Antil oproti pevnině je poměrně malé množství pozemních savců. Většina skupina je v současnosti vymřelá, nicméně k extinkcím došlo většinou až v historické době, často vinou člověka (Hedges 1996), tedy jsou vzhledem k evoluci chování hadů relevantní. Patří mezi ně pozemní lenochodi (Megalonychidae), kteří žili na Kubě, Hispaniole a Portoriku, výše zmínění Solenodoni z Kuby a Hispanioly, menší hmyzožravci z č. Nesophontidae, kteří žili na Kubě, Hispaniole a Portoriku. Dále se jednalo o několik skupin primitivních hlodavců, žijících na Portoriku, Hispaniole a Kubě (echymiidae), na Hispaniole, Kubě, Jamajce a na Bahamách (capromiidae) – do této čeledi patří několik stále žijících druhů hutí na Kubě, Hispaniole a Bahamách. Poslední skupina

(heptaxodontidae) žila na Portoriku, Hispaniole a Jamajce. Jediný druh č. Muridae žil na Jamajce (Darlington 1938, Hedges 1996, Choatae a Birney 1968).

Naproti tomu netopýrů (kteří se na ostrovy zřejmě dostanou mnohem snáz) je výrazně více (Buden 1975, Choatae a Birney 1968, Hedges 1996, Silva-Taboada a Koopman 1964).

4. Studované druhy

4.1. *Epicrates inornatus* (hroznýšovec portorický)

Jeden z větších antilských druhů, žije na Portoriku, dosahuje velikosti necelých dvou metrů (♂ do 186cm, ♀ do 175 – Sheplan a Schwartz 1974). Loví teplokrevnou kořist, ale i anolisy nebo bezobratlé (Wiley 2003, Reagan 1984). Byl pozorován lov netopýrů, kdy se hadi slézají v poměrně velkém množství k jeskyním, usadí se na okolních větvích a chytají ze vzduchu netopýry letící kolem (Rodríguez –Durán 1996, Puente-Rolón a Bird-Pico 2004, Rodríguez a Reagan 1984). Rodríguez –Durán (1996) pozoroval i snahu o sebrání kořisti jinému hadovi a požívání mrtvolek netopýrů. Je to noční had, poměrně vázaný na les, není běžný, ale kriticky ohrožený také ne. Ohrožuje je predace ze strany člověkem zavlečených promyk (*Herpestes sp.*), přirozených predátorů je málo. Domorodci získávají z živých hroznýšovců olej, používaný jako tradiční medicína (Wiley 2003, Reagan 1984, Grant 1933).

Jako antipredační reakce u nich bylo pozorováno sbalení se do koule a rychlé výpady se snahou o kousnutí spojené se syčením (Grant 1933), případně produkce repelentních látek (Tolson 1987).

4.2. *Epicrates angulifer* (hroznýšovec kubánský)

Největší antilský druh, žije na Kubě. Dorůstá velikosti kolem dvou metrů (♂ do 174cm, ♀ do 225cm – Sheplan a Schwartz 1974), případně až do 400cm (Rodríguez-Robles a Greene 1996). Zároveň má i výrazně největší mláďata ze všech hadů r. *Epicrates* (Tolson 1987).

Žere teplokrevnou kořist, podobně jako u hroznýšovce portorického u něj byl pozorován lov netopýrů (Hardy Jr. 1957, Silva-Taboada a Koopman 1964), loví i hutie (*Capromys pilorides*) (Hernandez Martínez a Pimentel Pimentel 2005). Často se nalézá v jeskyních a krasových útvarech (Daley 2001). Podobně jak hroznýšovce portorického, i tento druh chytají domorodci za účelem získávání oleje, používaného v tradiční medicíně (Cano a Volpato 2004).

Jako antipredační chování provozují produkci repelentních látek (Tolson 1987), u velmi malých mlád'at bylo pozorováno kousání (Sheplan a Schwartz 1974, Murphy et al. 1978).

4.3. *Epicrates subflavus* (hroznýšovec jamajský)

Další z větších antilských druhů žijící (jak už název napovídá) na Jamajce. Dorůstá až 200 cm (Rodríguez-Robles a Greene 1996).

Živí se zřejmě teplokrevnou kořistí, byl pozorován lov amazoňanů (*Amazona* sp.). Může být ohrožen probíhajícím odlesňováním ostrova (Tole 2006).

4.4. *Epicrates striatus* (hroznýšovec bahamský)

I on patří mezi větší druhy antilských hroznýšovců, žije nejen na Bahamách, ale i na Hispaniole (Haiti), spolu s malými druhy *E. fordi* a *E. gracilis* (Tolson 1987). Naše zvířata jsou původem z Baham.

Dorůstá přes dva metry (♂ do 233cm, ♀ do 206cm – Sheplan a Schwartz 1974). Mlád'ata se živí, anolisy, dospělí přijímají teplokrevnou kořist, al i u nich byla zaznamenána konzumace leguánů (*Cyclura c. cyclura* – Knapp a Owens 2004).

4.5. *Eunectes notaeus* (anakonda žlutá)

Velký had z Jižní Ameriky, dorůstá 3-4m. Je potravním generalistou, kromě poměrně běžné hadí kořisti, jako jsou savci a ptáci žere i kajmany, nebo naopak rybičky dorůstající pouhých šesti centimetrů (*Cichlasoma dimerus*). Je aktivní spíše v noci a jedná se o výrazně vodního hada, čemuž odpovídá i umístění očí navrchu hlavy. Jako antipredační chování používá především útěk a kousání, pokud toto selže, tak se buď sbalí do koule, nebo použije repelentní látky. Stočení se do koule je častější u mladších zvířat. (Dirksen 2002).

4.6. *Eunectes murinus* (anakonda velká)

Jeden ze dvou největších hadů světa, spolu s krajtou mřížkovanou (*Python reticulatus*), která je sice o něco delší, ale mnohem štíhlejší než anakonda. Ta může měřit přes 3m (♂) nebo až přes 9m (♀). Žije v Jižní Americe. Výběrem potravy, způsobem života i antipredačním chováním je podobná výše zmíněné anakondě žluté (Dirksen 2002).

4.7. *Epicrates cenchria maurus* (hroznýšovec duhový)

Středně velký had dosahující velikosti okolo 120cm, žije v Jižní Americe (Lourdais et al. 2005). Je aktivní v noci, výrazněji během vlhčího počasí (Staton a Dixon 1977). Loví teplokrevnou kořist (Lourdais et al.2004).

4.8. *Boa constrictor* (hroznýš královský)

Žije v Jižní Americe, přesto je více příbuzný Madagaskarským hroznýšovcům (r. *Acrantophis*) než Jihoamerickým hadům (Burbrink 2005). Jedná se o mohutné hady, mohou dorůst velikosti kolem jednoho až čtyř metrů, v závislosti na poddruhu a populaci (ostrovní jsou menší) (Bertona a Chiaraviglio 2003, Boback 2006). Je spíše noční, hodně času tráví zalezlý v norách savců (Montgomery a Rand 1978). Loví teplokrevnou kořist, byl u nich pozorován i lov netopýrů (Chiaraviglio et al. 2003, Thomas 1974).

4.9. *Acrantophis dumerili* (hroznýšovec madagaskarský)

Had dorůstají přibližně 2,5m, je Madagaskarským endemitem (Branch 1981). Jedná se o pozemního hada (Matson et al.2001), který se vyskytuje spíše v sušších oblastech a loví teplokrevnou kořist (Sommer 1996, Vences a Glaw 2003). Je ohrožen masivním odlesňováním ostrova, stejně jako všichni ostatní Madagaskarští živočichové (Matson et al. 2001).

4.10. *Corallus hortulanus*

Žije v Jižní Americe, na pevnině, jedná se o stromový druh, dorůstá maximálně 164cm. Mladší hadi jsou aktivní lovci, zatímco starší dávají přednost sit-and-wait strategii a spoléhají na své kryptické zbarvení (Henderson 1997).

4.11. *Corallus ruschenbergerii*

Stromový druh, žijící v Jižní Americe, a to na pevnině a přilehlých ostrůvcích. Vyskytuje se i na Trinidadu a Tobago. Je to velký had, maximální velikost může přesahovat 230 cm. (Henderson 1997).

4.12. *Candoia carinata paulsoni*

Relativně mohutné zvíře, může dorůst až 70 cm. Jako mládě se živí převážně ještěrkami a žábami, jak roste, zvětšuje se podíl savčí kořisti (Harlow a Shine 1992). Náš jedinec pochází ze Šalamounových ostrovů

Výsledky

1. Antipredační chování

1.1. Charakteristika druhů

1.1.1. Kvalitativní data

I. *Epicrates inornatus* (hroznýšovec portorický)

Projevuje se u něj jediný ze sledovaných antipredačních znaků, a to útočení a kousání. Poměrně často používá hlavně útočení, někdy i spolu s modifikací, kdy otevře tlamu a “hrozí“ tak i několik (několik desítek) vteřin. Vnitřek tlamičky má černý, kontrastující s jinak spíše světle hnědou až žlutavou barvou těla. Podobné chování jsme zaznamenaly snad jen u malých anakond (*Eunectes notaeus*), ale jen velmi ojediněle. Anakondy jsou navíc celkově pomalejší zvířata, takže se mohlo jednat i o normální útok. Nicméně vnitřek tlamy mají také černý.

Útočení a kousání se objevuje i u dospělých zvířat (N=12, nezahrnutá do analýz), která jsou výrazně agresivnější než naše studovaná mlád'ata.

II. *Epicrates angulifer* (hroznýšovec kubánský)

U tohoto druhu se sledované antipredační strategie projevují všechny.

U malých mlád'at je nejvýraznější kousání, u novorozenců i útočení, které je velmi výrazné (vlastní pozorování, Sheplan a Schwartz 1974) Toto chování později výrazně snižuje svoji intenzitu, obvykle dříve, než had začne přijímat potravu, tedy cca ve dvou až třech týdnech. V tomto věku ještě hady nevážíme, proto tohle výrazné útočení nemáme kvantitativní data.

Kolem jednoho roku aktivní antipredační strategie postupně vymizí a u dospělých se vyskytuje jen výjimečně (jak bylo pozorováno u dospělých zvířat, nezahrnutých do analýz).

Syčení obvykle doprovází, případně alternuje útok, tudíž se opět vyskytuje častěji u malých mlád'at. Trvá obvykle jen velice krátký, těžko měřitelný časový úsek, přibližně jednu vteřinu. Celkově je velice odlišné od syčení, pozorovaného u hroznýšů královských (*Boa constrictor spp.*), o kterých bude řeč později.

Poslední ze sledovaných strategií je defekace a produkce repelentních látek, kterou používají jak mlád'ata tak dospělí. Tato pasivní strategie bývá přímou reakcí na uchopení. Pokud had není příliš “znepokojen“, použije obvykle jen repelentní látku, pokud nepříjemná situace trvá déle (například při sondování) přistoupí i k defekaci.

Tento had často používá i jednu z antipredačních strategií, kterou jsme nesledovaly, a to útek. Tato strategie není mezi námi studovanými druhy zdaleka tak běžná, jak by se mohlo zdát, ve skutečnosti je spíše výjimkou. Většina ostatních druhů (zejména z ostrovních druhů r. *Epicrates*) spoléhá spíše na kryptické zbarvení, minimálně dokud nezačne být jisté, že byl had objeven. Výjimkou jsou do jisté míry snad jen anakondy (r. *Eunectes*), případně pevninský hroznýšovec *Epicrates cenchria maurus*.

III. *Epicrates subflavus* (hroznýšovec jamajský)

Svým chováním je do určité míry podobný předešlému druhu, také se u něj uplatňují všechny sledované antipredační reakce. Největším rozdílem je celkově velmi pasivní přístup ke všemu, včetně antipredačního chování. Útek nepoužívají prakticky vůbec, obvykle se nepohnou ani když je člověk vezme do ruky.

IV. *Epicrates striatus* (hroznýšovec bahamský)

U tohoto hroznýšovce se dá brát v úvahu vlastně jen chování od cca jednoho roku dál. Je to způsobené problémem s krmením, o kterém bude řeč v jedné z následujících kapitol.

Tento druh používá zejména produkci repelentních látek, ale v mnohem menší míře než oba předchozí druhy.

Syčení a útočení se u něj vyskytuje také, ale velice výjimečně.

V. *Eunectes notaeus* (anakonda žlutá)

Běžnou antipredační strategií tohoto druhu je kousání a útočení, syčení jsme nepozorovaly, defekaci a produkci repelentních látek pouze ojediněle při skenování.

Anakondy mají poměrně odlišné chování od všech ostatních druhů, nejlépe by se dalo popsat asi jako zpomalené. Nejznatelnější je to právě u kousání. Obvyklý útok vypadá, že had kousne ve chvíli "útoky predátora", tedy ve chvíli, kdy ho jdeme vážit. Anakonda lze mnohdy vzít do ruky, nic se nestane a ona zaútočí až za chvíli, jakoby si to musela nejdřív rozmyslet.

Další zvláštností je jejich obvykle velmi prudká reakce na omezení pohybu. Jakmile je člověk sevře tak, že nemohou volně prokluzovat, vyděsí se a pokusí se utéct, pokud se jim to nepodaří (třeba proto, že se je snažíme nacpat do krabíčky na vážení), začnou zpravidla kousat.

VI. *Eunectes murinus* (anakonda velká)

Máme v péči pouhé dva jedince, sourozence, takže nejsou zahrnuti ve většině ze statistických analýz, o kterých budu psát v příští kapitole.

Nejen, že jsou pouze dva, navíc se chovají poměrně netypicky, neprojevují totiž žádné ze sledovaného antipredačního chování. To se neshoduje ani s názorem rozšířeným mezi teraristy, že se jedná o kousavý druh, ani s pozorováním u dalších tří anakond, nyní dospělých nebo mrtvých a tudíž nezahrnutých do analýzy. Ty jsou (byly) kousavé v dospělosti i jako mlád'ata.

Nicméně celkově jsou v chování velmi podobné příbuzným anakondám žlutým (*E. notaeus*). Vyskytuje se u nich stejná výrazná reakce na omezení pohybu, jen chybí ono kousání na závěr.

VII. *Epicrates cenchria maurus* (hroznýšovec duhový)

Občas používanou antipredační strategií tohoto druhu je kousání, defekaci a repelenci jsme zaznamenali pouze ve třech případech u "obyčejných" hroznýšovců během skenování, u Venezuelských zatím vůbec. Obvykle nepoužívají antipredační strategii žádnou, nejsou to příliš plachá zvířata a obvykle jsou zaměřená spíš predáčně.

Poněkud odlišná situace panuje pouze u nejmenších mlád'at "obyčejných" hroznýšovců, která bývají velice útočná. Situace je podobná jako u druhu *E. angulifer* s tím rozdílem, že toto chování během oněch přibližně 2-3 týdnů téměř zcela vymizí.

VIII. *Boa constrictor* (hroznýš královský)

Celkem máme v péči tři poddruhy tohoto druhu. Poměrně se od sebe liší, proto jsou ve statistických analýzách počítány zvlášť.

Nejvýraznějším prvkem jejich antipredačního chování je syčení. Velmi se liší od syčení hroznýšovců r. *Epicrates*. Trvá dlouho, běžně několik desítek vteřin až několik minut a had se přitom obvykle nesnaží útočit. Často dochází k situaci, kdy had uškrtí jednu myš a pokud ho něco ruší ve chvíli, kdy by jí rád spolknul (většinou druhá myš, případně pohyb v okolí terária), začne syčet. V tomto případě má možná syčení podobný efekt jako chřestění u chřestýšů, tedy jako upozornění na potenciální ohrožení. Dalo by se tedy označit za pasivní antipredační strategii, zatímco syčení u hroznýšovců by se zařadilo spíš mezi strategie aktivní.

Kousání se u hroznýše královského uplatňuje také, nebylo pozorováno pouze u poddr. *B.c. occidentalis*. Sledována byla pouhá čtyři zvířata (zpočátku, později už jen dvě) proto nemusí odrážet skutečný stav věci.

IX. *Acrantophis dumerili* (hroznýšovec madagaskarský)

Jde o velice klidného hada, v zásadě jsme u něj žádné antipredační chování nepozorovaly. Kousání se vyskytlo ve třech případech celkem, použití repelentních látek pouze při během skenování.

Zajímavou strategií kterou jsem pozorovala pouze jednou u jednoho ze studovaných zvířat je vibrování ocasem. Frekvence tohoto vibrování byla dostatečně nízká na to, aby bylo sporné jedná li se o podobné varování jako používají některé užovky, nebo o odlákání pozornosti od hlavy hada.

X. r. *Corallus* (psohlavci)

Máme dva druhy – *C. hortulanus* a *Corallus ruschenbergerii*, které jsou si ale natolik podobné, že není třeba věnovat jim samostatnou kapitolku.

Uplatňují jen jedinou ze sledovaných antipredačních strategií, a to kousání, ale zato velice výrazně. Jedná se o nejagresivnější z námi studovaných druhů, bohužel máme pouze dva jedince od každého druhu (u druhu *C. hortulanus* navíc jeden z nich zemřel), takže se ve statistických analýzách příliš uplatnit nemohou.

XI. *Candoia carinata paulsoni*

Od tohoto druhu máme jediné zvíře, navíc necelých pět měsíců staré, proto ho uvádím spíše pro úplnost.

Ze sledovaného antipredačního chování se u něj objevuje pouze útočení, zato při každém vážení. Zaútočí až poté, co se vezme do ruky, do té doby pravděpodobně spoléhá na kryptické zbarvení a nehýbá se, zaútočí pouze jednou a zase znehybní. Zkrmovaná myšata mu obvykle podávám přímo z ruky, tehdy ihned zaútočí přímo na kořist (jedná se samozřejmě o predálně míněný útok), aniž by se pokusil o jakoukoliv antipredační reakci, jako třeba kousnout mě do ruky. Chováním se nepodobá ani přibližně žádnému ze studovaných druhů.

1.1.2. Kvantitativní data

1.1.2.1. Chování během standardního vážení.

Jako první jsme testovali vliv věku na daný typ antipredačního chování, spolu s hmotností, typem manipulace (pomocí háčku nebo držení v ruce) a faktorem jedince (pokud to bylo z výpočetních důvodů možné), a to v rámci druhu. Tato analýza byla prováděna GLZ metodou s předpokladem binomického rozdělení a logit link function. V této analýze byl většinou průkazný vliv stáří, vliv jedince s jedinou výjimkou jako průkazný nevyšel nikde.

Vzhledem k tomu, že faktor věku vyšel pro značnou část druhů průkazně a z grafů (jsou uvedené dále, u jednotlivých druhů) je patrné, že se často výrazně liší chování malých mláďat a starších, rozdělili jsme datový soubor na dvě věkové kategorie – do čtyř měsíců včetně a od pěti měsíců do dvou let. Faktor jedince jsme otestovali znovu, v rámci každé skupiny (a v rámci druhu) pomocí χ^2 – kvadrátu z kontingenční tabulky a tentokrát vyšel u většiny druhů jako průkazný.

Aby byl vliv jedince vyloučen, byly v dalších analýzách (pro zjištění mezidruhové variability a korelace mezi rychlostí lovu a antipredačním chováním) jako datový soubor použity průměrné hodnoty výskytu daného chování u daného jedince (za příslušné časové období). Ačkoliv se při sběru dat jevily antipredační odpovědi subjektivně jako velmi časté, v průběhu vyhodnocování datového souboru se ukázalo, že i u druhů, které antipredační chování pravidelně vykazují, není toto chování nijak časté. Nízká frekvence odpovědí s převahou nulových hodnot pak činí problémy při statistickém zpracování a vede k nutnosti používat neparametrické statistické metody.

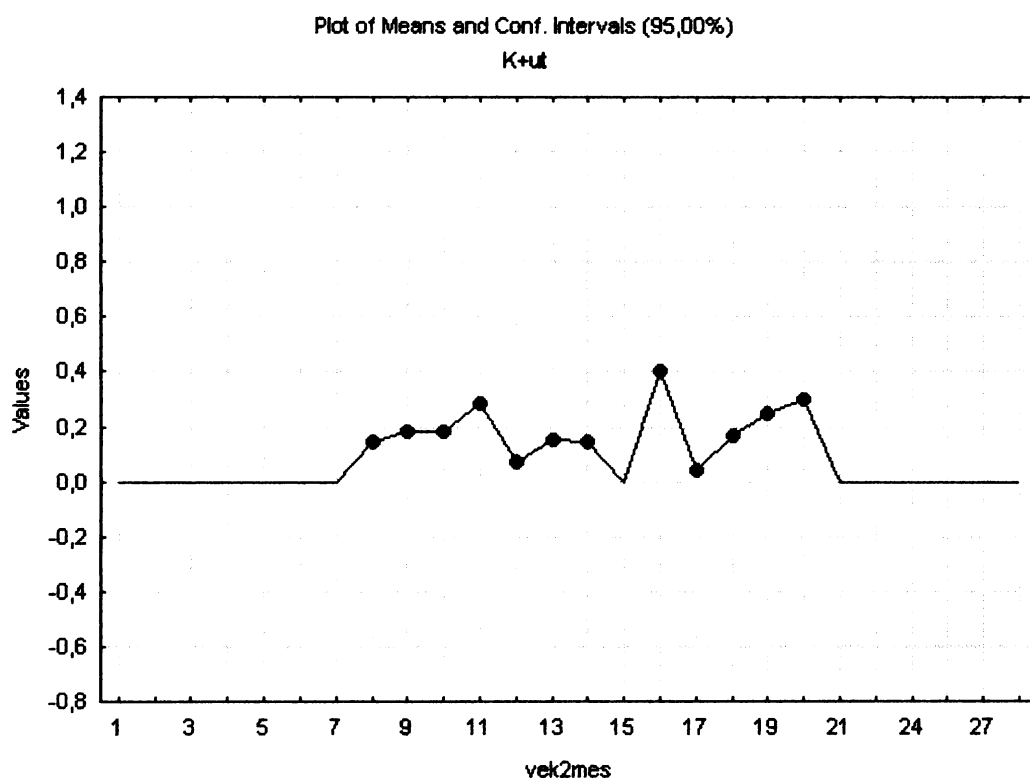
I. *Epicrates inornatus* (hroznýšovec portorický)

Používá jen jedinou antipredační strategii:

1) Kousání a útočení

Vliv věku:

Graf 1.1. – závislost kousání a útočení na věku (kategorie po dvou měsících)



V GLZ analýze vyšel průkazný jen jedinec (N=21, p=0,003) (příloha 1)

Vliv jedince je počítán jen u starších hadů, mladší žádnou antipredační aktivitu nevykazují:

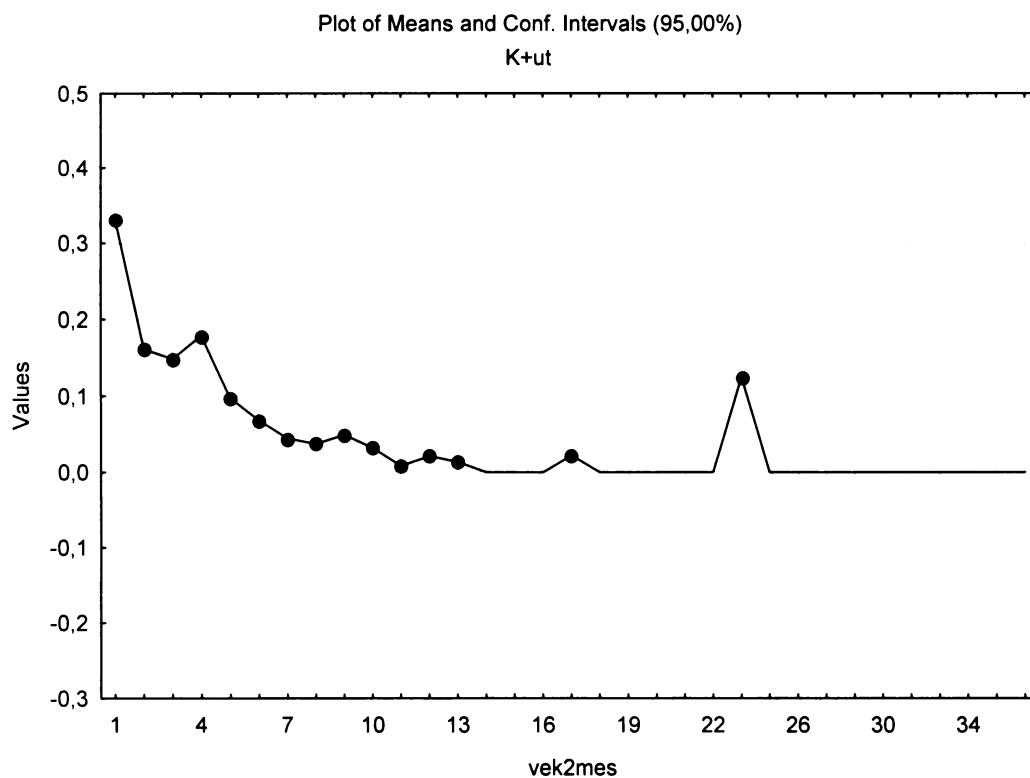
Maximum likelihood (M-L) Chí kvadrát = 26,05 (df=13, p=0,02)

II. *Epicrates angulifer* (hroznýšovec kubánský)

1) Kousání a útočení

Vliv věku:

Graf 1.2. – závislost kousání a útočení na věku (kategorie po dvou měsících)



V GLZ statistice vyšel průkazný věk ($N=131$, $p=1,17E-14$), váha hada ($p=0,00002$) i způsob manipulace ($p=0,000005$). Jedinec otestovat nešel (příloha 1).

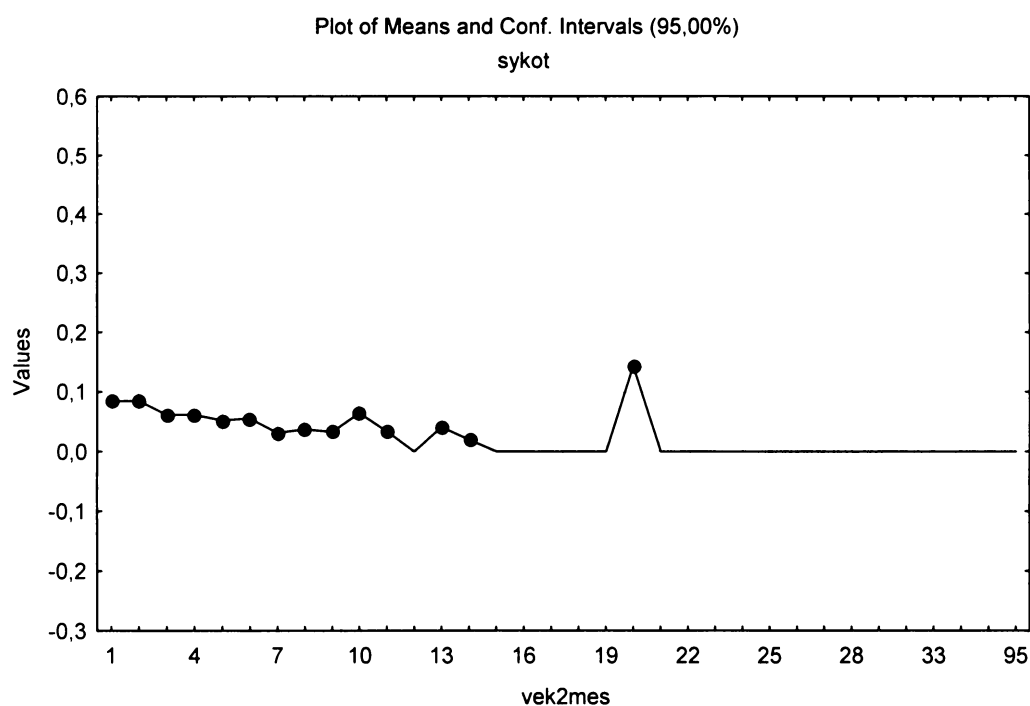
Vliv jedince do 4 měsíců: M-L Chí-kvadrát = 395,95 (df = 122, $p = 0,00000$)

Vliv jedince 5-24 měsíců: M-L Chí-kvadrát=231,66 (df=123, $p=0,00000$)

2) Syčení

Vliv věku:

Graf 1.3. – závislost syčení na věku (kategorie po dvou měsících)



V GLZ statistice vyšla průkazně váha hada ($N=131$, $p=0,0002$) a způsob manipulace ($N=131$, $p=0,03$). Jedinec opět otestovat nešel (příloha 1).

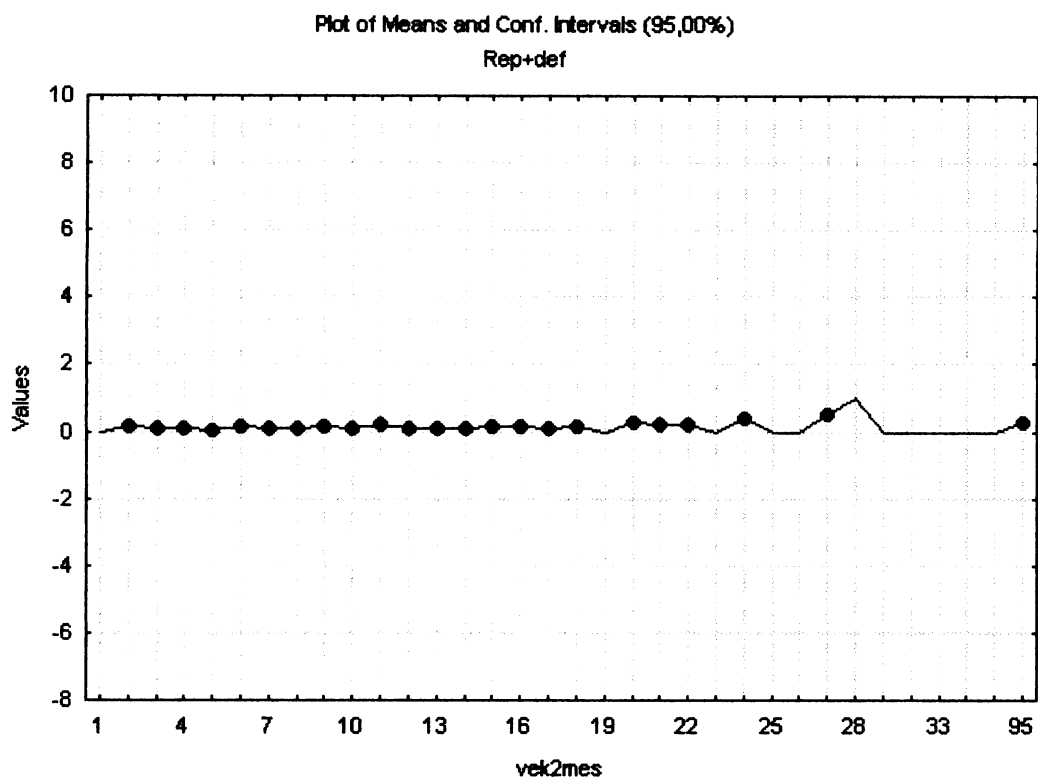
Vliv jedince do 4 měsíců: M-L Chí-kvadrát = 197,14 ($df = 122$, $p = 0,00002$)

Vliv jedince 5-24 měsíců: M-L Chí-kvadrát=236,89 ($df=123$, $p=0,00000$)

3) Repelentní látky a defekace

Vliv věku:

Graf 1.4. – závislost repelence a defekace na věku (kategorie po dvou měsících)



V GLZ statistice prokazatelně vyšel pouze způsob manipulace ($N=131$, $p=0,000000$) (příloha 1).

Vliv jedince do 4 měsíců: M-L Chí-kvadrát = 299,43 (df = 122, $p = 0,00000$)

Vliv jedince 5-24 měsíců: M-L Chí-kvadrát=369,61 (df=123, $p=0,0000$)

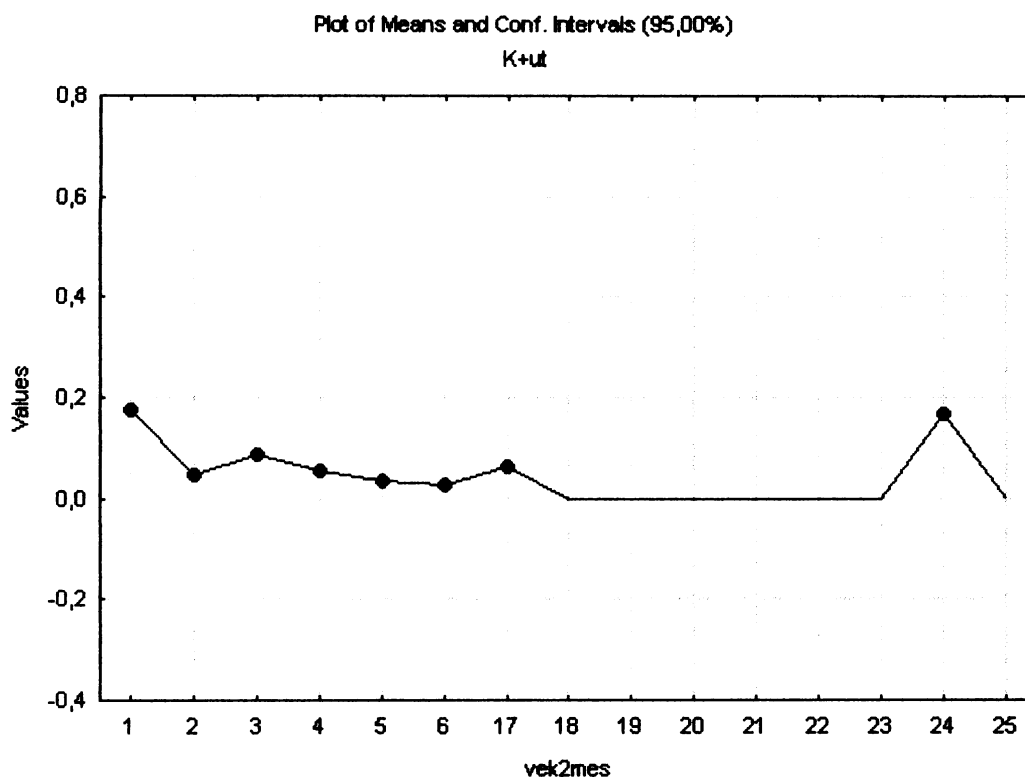
III. *Epicrates subflavus* (hroznýšovec jamajský)

U tohoto druhu nebyl do analýzy zahrnut vliv typu manipulace – do ruky jsme je braly vždy, není v něm tedy žádná variabilita.

1) Kousání a útočení

Vliv věku:

Graf 1.5. – závislost kousání a útočení na věku (kategorie po dvou měsících)



Dlouhý časový úsek, během kterého nejsou zaznamenána žádná pozorování (36-46 měsíců) je způsoben velkým věkovým odstupem prvního ze tří zkoumaných vrhů.

V GLZ statistice vyšel průkazný pouze věk ($N=59$, $p=0,03$) (příloha 1).

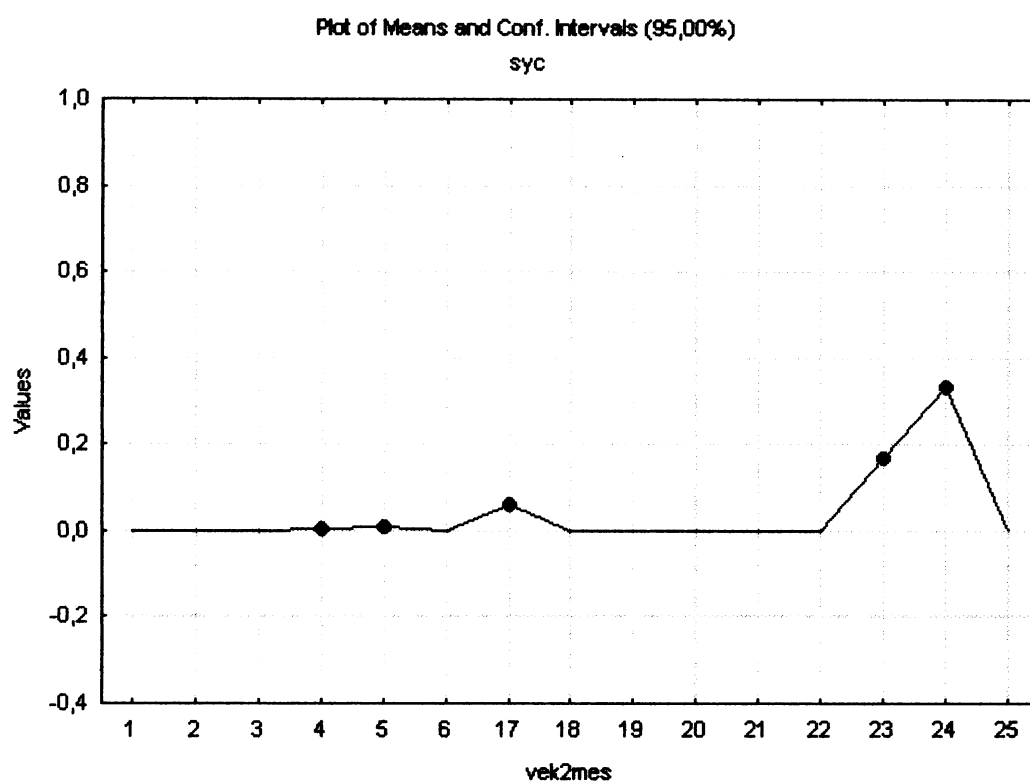
Vliv jedince do 4 měsíců: M-L Chí-kvadrát = 136,66 ($df = 54$, $p = 0,00000$)

Vliv jedince 5-24 měsíců nevyšel průkazný (příloha 2)

2) Syčení

Vliv věku:

Graf 1.6. – závislost syčení na věku (kategorie po dvou měsících)

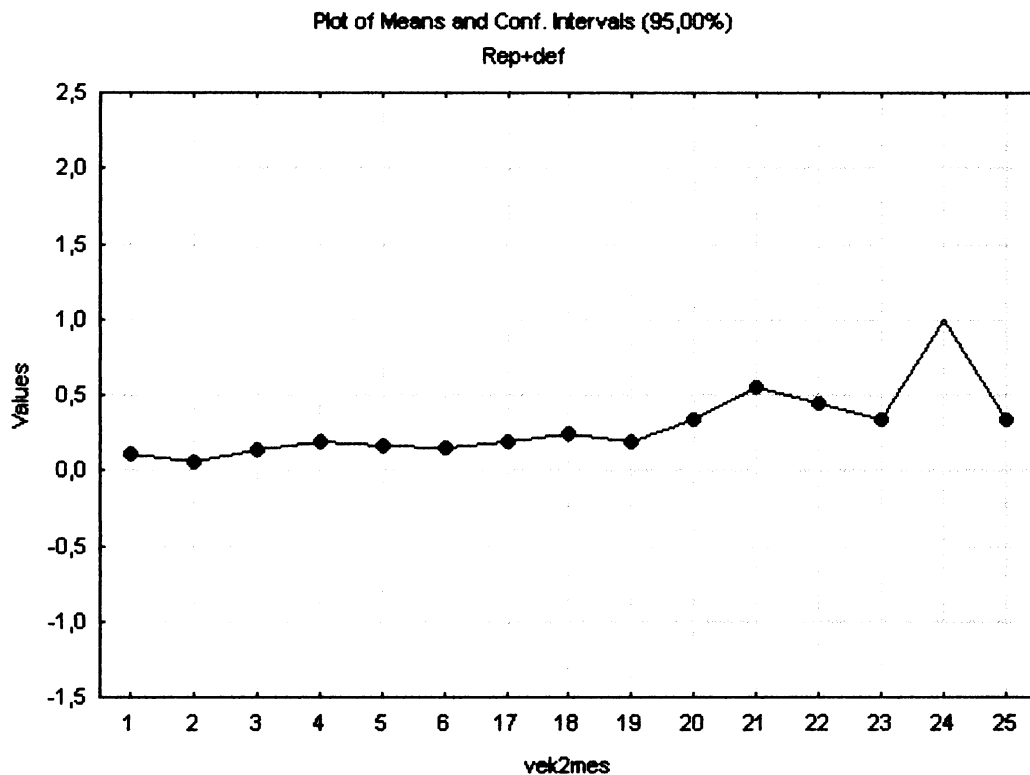


V GLZ analýze nevyšlo jako průkazné nic (příloha 1), vzhledem k tomu, že hadi syčeli jen velice málo, nebylo toto chování do dalších analýz zahrnuto.

3) Repelentní látky a defekace

Vliv věku:

Graf 1.7. – závislost repelence a defekace na věku (kategorie po dvou měsících)



V GLZ statistice vyšel průkazný věk ($N=59$, $p=0,04$) a hmotnost ($N=59$, $p=0,004$), vliv jedince zahrnout nešel (příloha 1).

Vliv jedince do 4 měsíců: M-L Chí-kvadrát = 139,73 (df = 54, $p = 0,00000$)

Vliv jedince 5-24 měsíců: M-L Chí-kvadrát = 72,69 (df = 33, $p = 0,00008$)

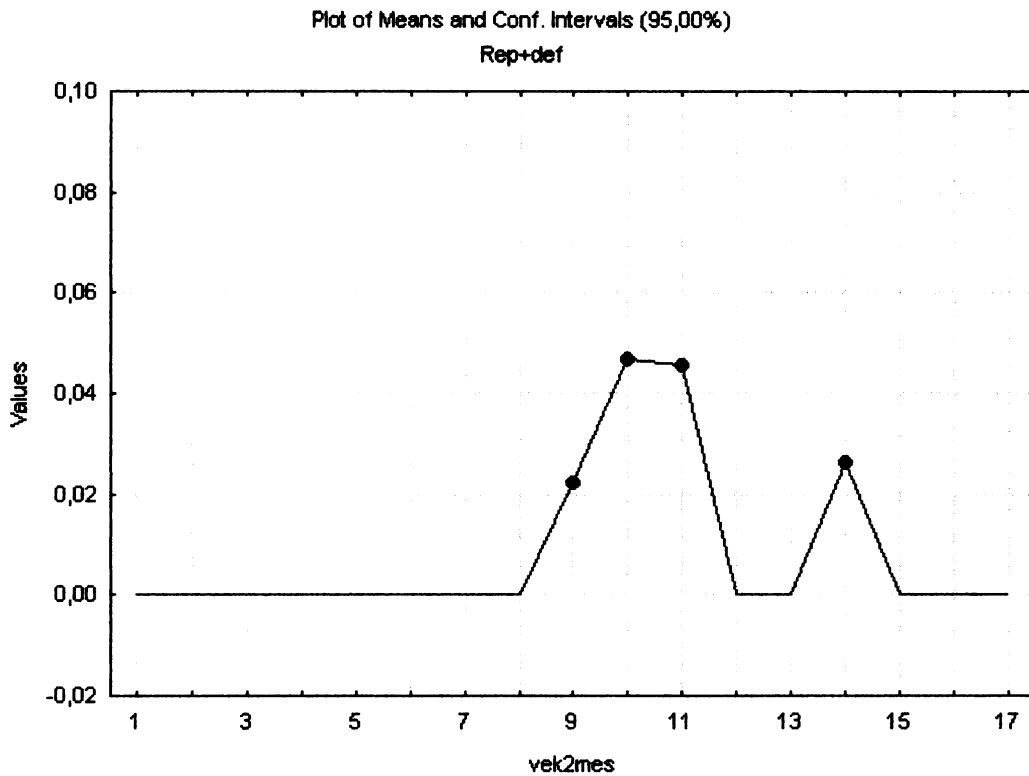
IV. *Epicrates striatus* (hroznýšovec bahamský)

Kousání ani syčení neprovozují, takže zbývá:

3) Repelentní látky a defekace

Vliv věku:

Graf 1.8. – závislost repelence a defekace na věku (kategorie po dvou měsících)



V GLZ statistice vyšel průkazný pouze věk ($N=35$, $p=0,03$) (příloha 1).

Repelentní látky a defekaci používají natolik zřídka, že nebyli zahrnuti do další analýzy.

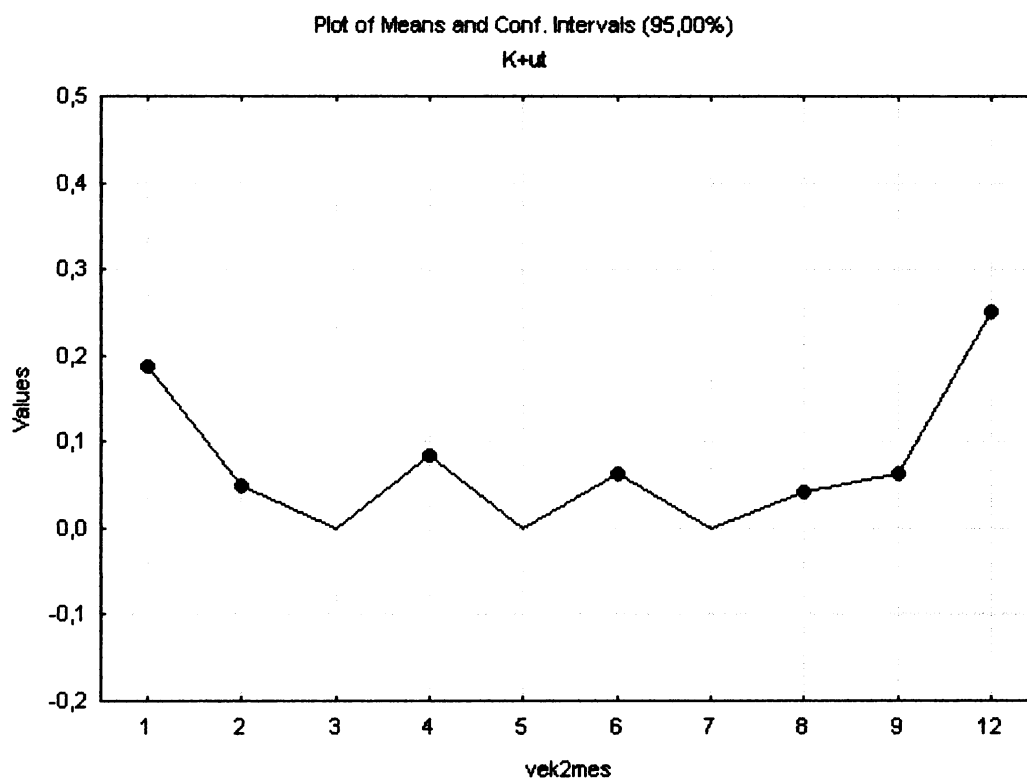
V. *Eunectes notaeus* (anakonda žlutá)

I anakondy používají jen jedinou antipredační strategii:

1) Kousání a útočení

Vliv věku:

Graf 1.9. – závislost kousání a útočení na věku (kategorie po dvou měsících)



V GLZ analýze vyšel průkazně věk ($N=16$, $p=0,000003$), hmotnost ($N=16$, $p=0,0003$) a typ manipulace ($N=16$, $p=0,000002$) (příloha 1).

Vliv jedince zjišťovaný pomocí Chí-kvadrátu nevyšel průkazný ani v jedné věkové kategorii (příloha 2).

VI. *Eunectes murinus* (anakonda velká)

nevykazuje žádné antipredační chování

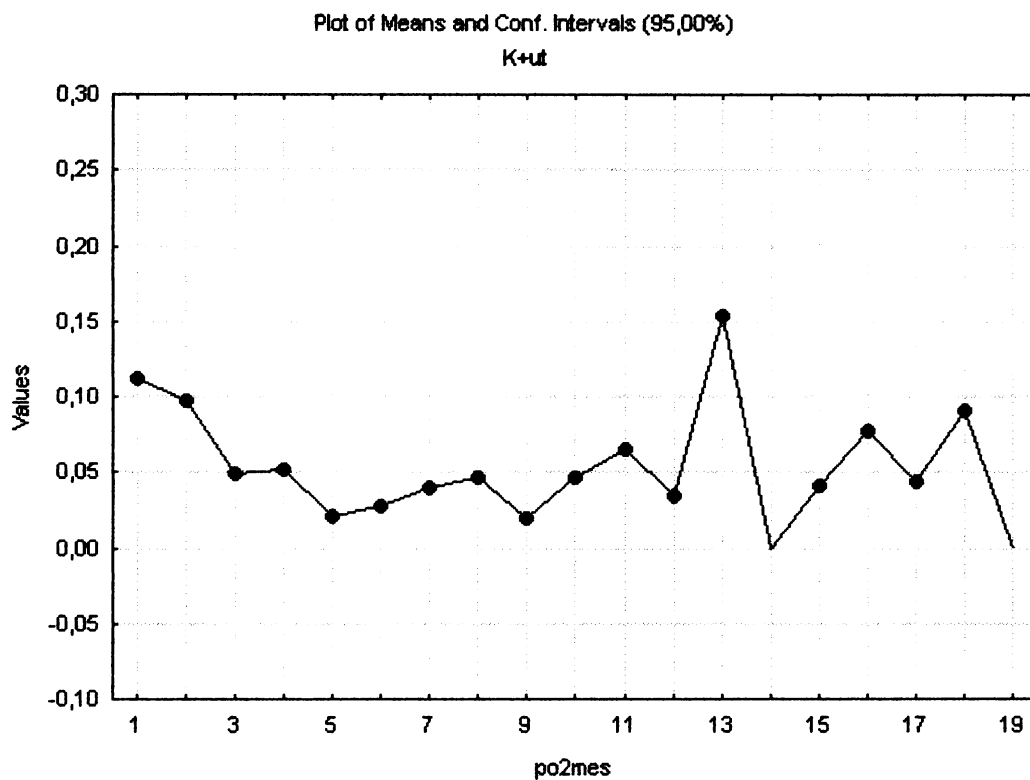
VII. *Epicrates cenchria maurus* (hroznýšovec duhový) - “obyčejný“

Objevuje se u nich jediný typ antipredačního chování:

1) Kousání a útočení

Vliv věku:

Graf 1.10. – závislost kousání a útočení na věku (kategorie po dvou měsících)



V GLZ statistice nevyšlo průkazně nic (N=70, příloha 1).

Vliv jedince do 4 měsíců: M-L Chí-kvadrát = 242,18 (df = 69, p = 0,0000)

Vliv jedince 5-24 měsíců: M-L Chí-kvadrát=101,00 (df=38, p=0,0000)

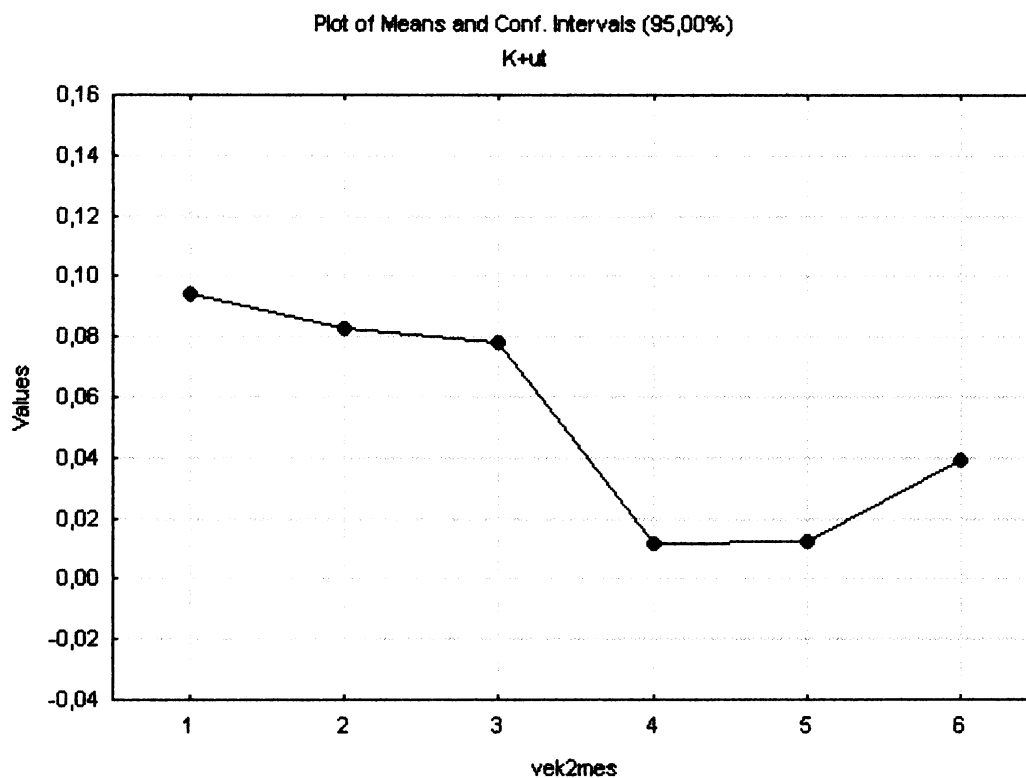
VIII. *Epicrates cenchria maurus* (hroznýšovec duhový) – z Venezuely

I u nich se objevuje jen jeden typ ze sledovaného antipredačního chování

1) Kousání a útočení

Vliv věku:

Graf 1.11. – závislost kousání a útočení na věku (kategorie po dvou měsících)



V GLZ statistice vyšel průkazně pouze věk ($N=41$, $p=0,0006$) (příloha 1)

Vliv jedince do 4 měsíců: M-L Chí-kvadrát = 72,95 ($df = 40$, $p = 0,001$)

Vliv jedince 5-24 měsíců nevyšel průkazný (příloha 2)

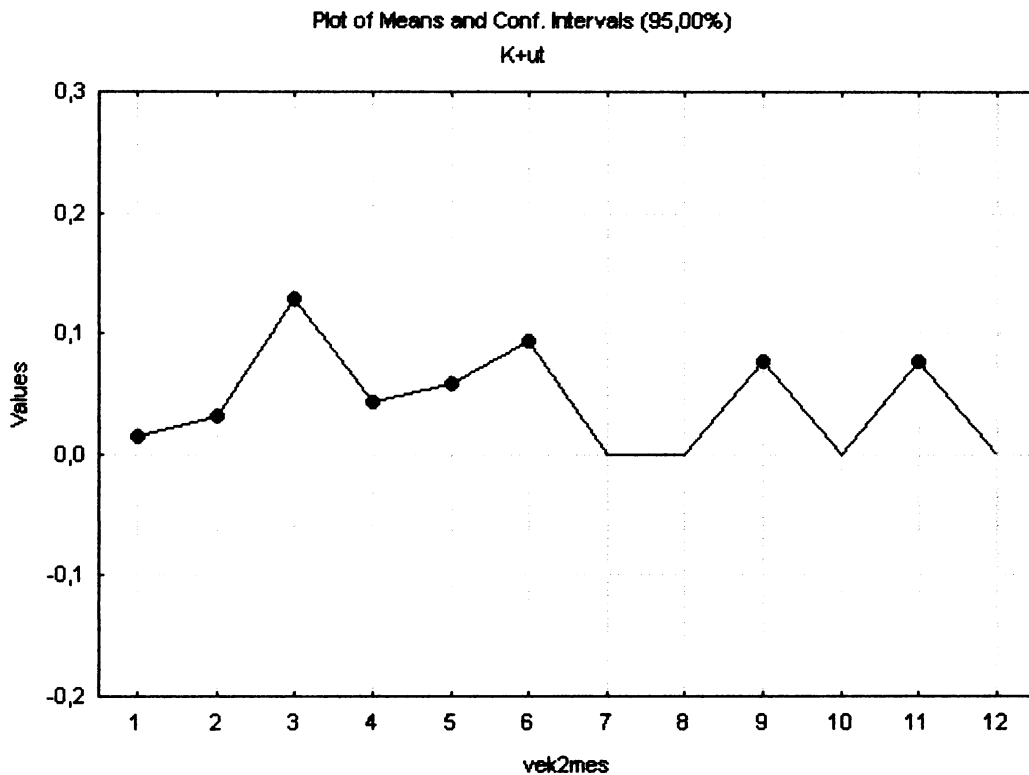
IX. *Boa constrictor constrictor* (hroznýš královský)

U tohoto druhu (tj. ani u ostatních poddruhů) se neobjevuje defekace ani použití repelentních látek

1) Kousání a útočení

Vliv věku:

Graf 1.12. – závislost kousání a útočení na věku (kategorie po dvou měsících)



V GLZ statistice vyšel průkazně pouze způsob manipulace (N=23, p=0,03), faktor jedince otestovat nešel (příloha 1).

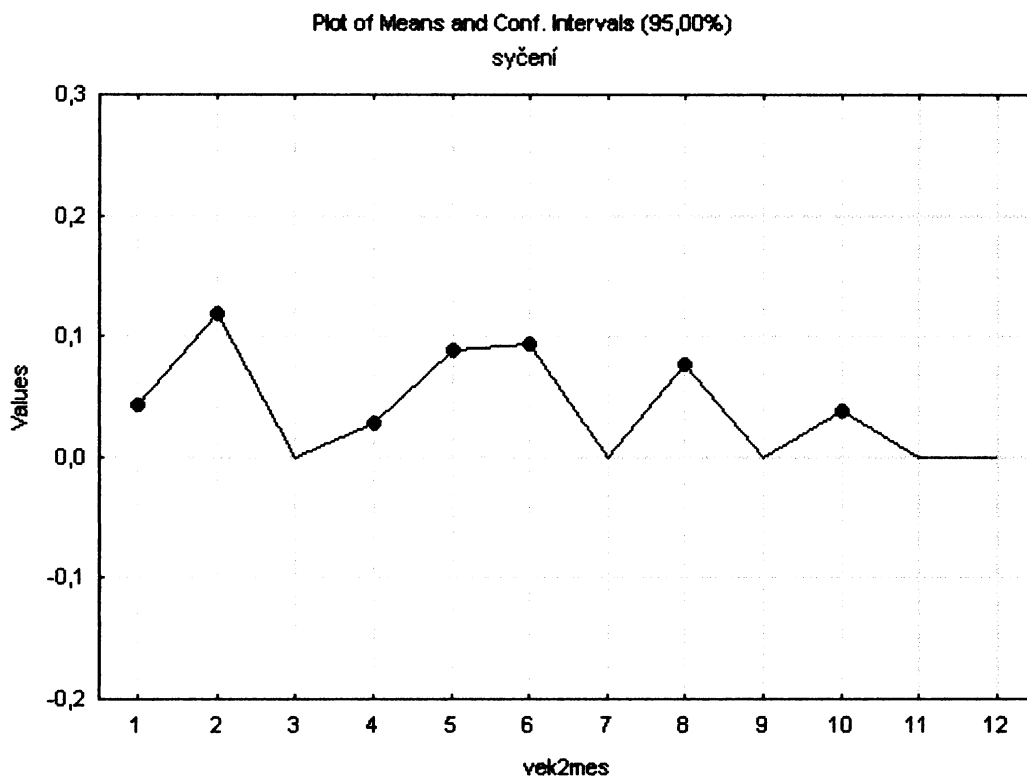
Vliv jedince do 4 měsíců: M-L Chí-kvadrát = 38,45 (df = 22, p = 0,047)

Vliv jedince 5-24 měsíců nevyšel průkazný (příloha 2)

2) syčení

Vliv věku:

Graf 1.13. – závislost syčení na věku (kategorie po dvou měsících)



V GLZ statistice vyšel průkazně věk ($N=23$, $p=0,04$) a způsob manipulace ($N=23$, $p=0,0009$), faktor jedince otestovat nešel (příloha 1).

Vliv jedince do 4 měsíců: M-L Chí-kvadrát = 72,37 (df = 22, $p = 0,0000$)

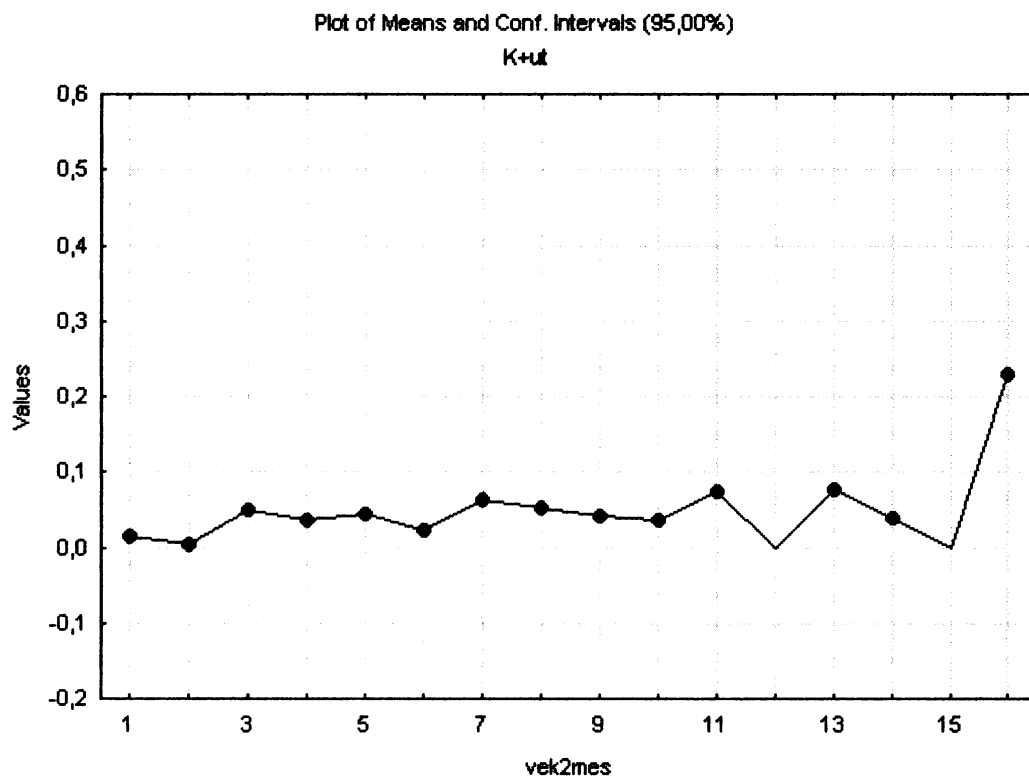
Vliv jedince 5-24 měsíců: M-L Chí-kvadrát = 28,71 (df=17, $p=0,04$)

X. *Boa constrictor imperator* (hroznýš královský)

1) Kousání a útočení

Vliv věku:

Graf 1.14. – závislost kousání a útočení na věku (kategorie po dvou měsících)



V GLZ statistice vyšla průkazně hmotnost hada ($N=59$, $p=0,0005$) a způsob manipulace ($N=59$, $p=0,02$), vliv jedince otestovat nešel (příloha 1).

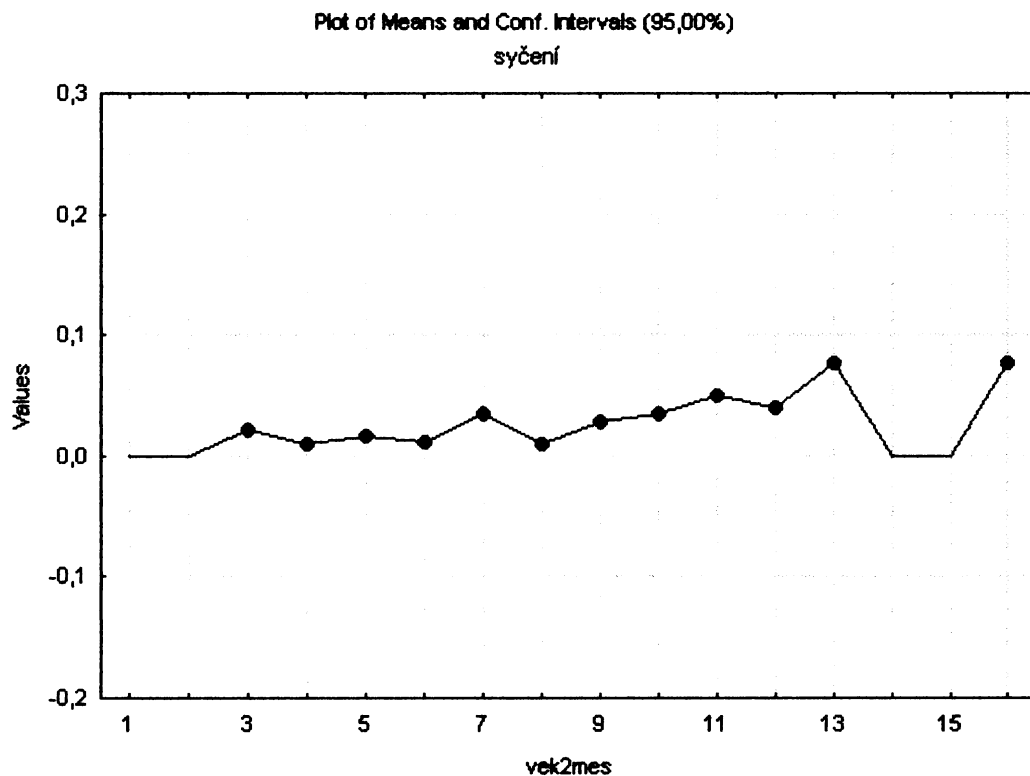
Vliv jedince do 4 měsíců: M-L Chí-kvadrát = 81,86 (df = 49, $p = 0,002$)

Vliv jedince 5-24 měsíců: M-L Chí-kvadrát = 89,86 (df=43, $p=0,0005$)

2) syčení

Vliv věku:

Graf 1.15. – závislost syčení na věku (kategorie po dvou měsících)



V GLZ statistice vyšla průkazně pouze hmotnost hada ($N=59$, $p=0,04$), vliv jedince otestovat nešel (příloha 1).

Ve věku do čtyř měsíců vůbec nesyčí, vliv jedince jsme tedy testovali pouze ve starší skupině.

Vliv jedince 5-24 měsíců: M-L Chí-kvadrát = 61,17 ($df=43$, $p=0,04$)

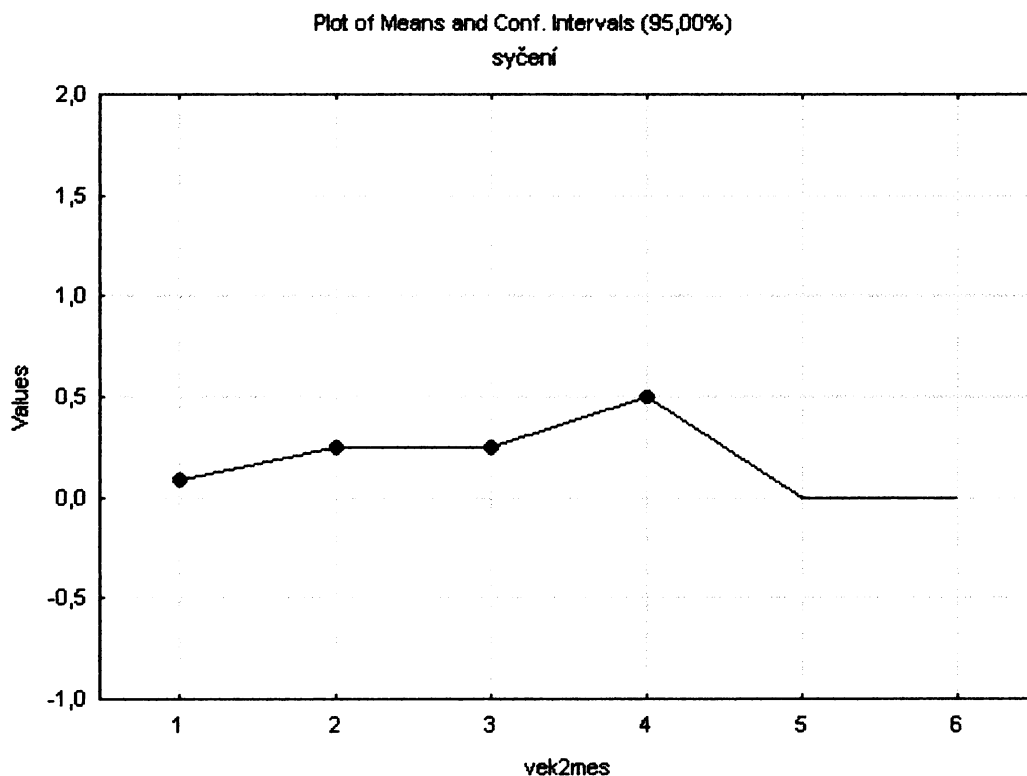
XI. *Boa constrictor occidentalis* (hroznýš královský)

U tohoto druhu je jedinou používanou defenzivní strategií syčení

2) syčení

Vliv věku:

Graf 1.16. – závislost syčení na věku (kategorie po dvou měsících)



V GLZ statistice nevyšlo průkazné nic (příloha 1), ale vzhledem k tomu že hadů bylo velice málo (N=4, později dokonce N=2), je třeba tyto výsledky brát s rezervou.

Ze stejného důvodu (malé N) nebyl ani testován vliv jedince pomocí Chí-kvadrátu.

XII. *Acrantophis dumerili* (hroznýšovec madagaskarský)

Tento druh žádné ze sledovaného antipredačního chování neprojevuje.

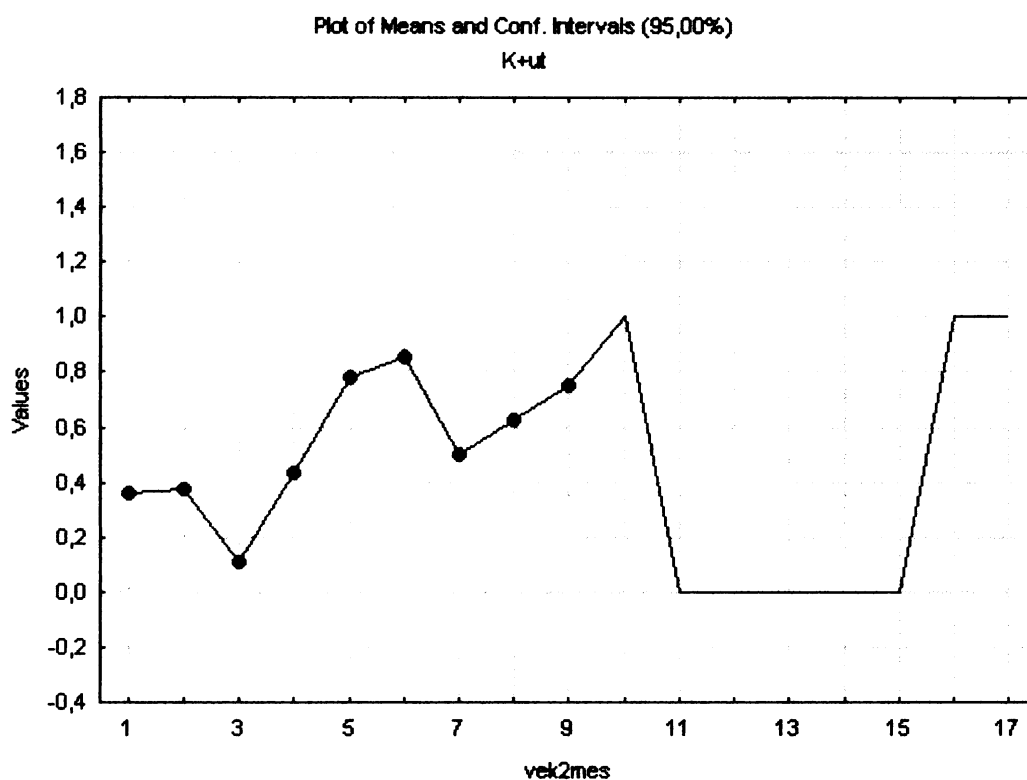
XIII. *Corallus hortulanus* (psohlavec orinocký)

U psohlavců se vyskytuje pouze kousání

1) Kousání a útočení

Vliv věku:

Graf 1.17. – závislost kousání a útočení na věku (kategorie po dvou měsících)



V GLZ statistice nevyšlo průkazně nic (příloha 1), ale opět se jedná o příliš nízký počet zvířat (N=2).

Vliv jedince z důvodu malého N počítán nebyl

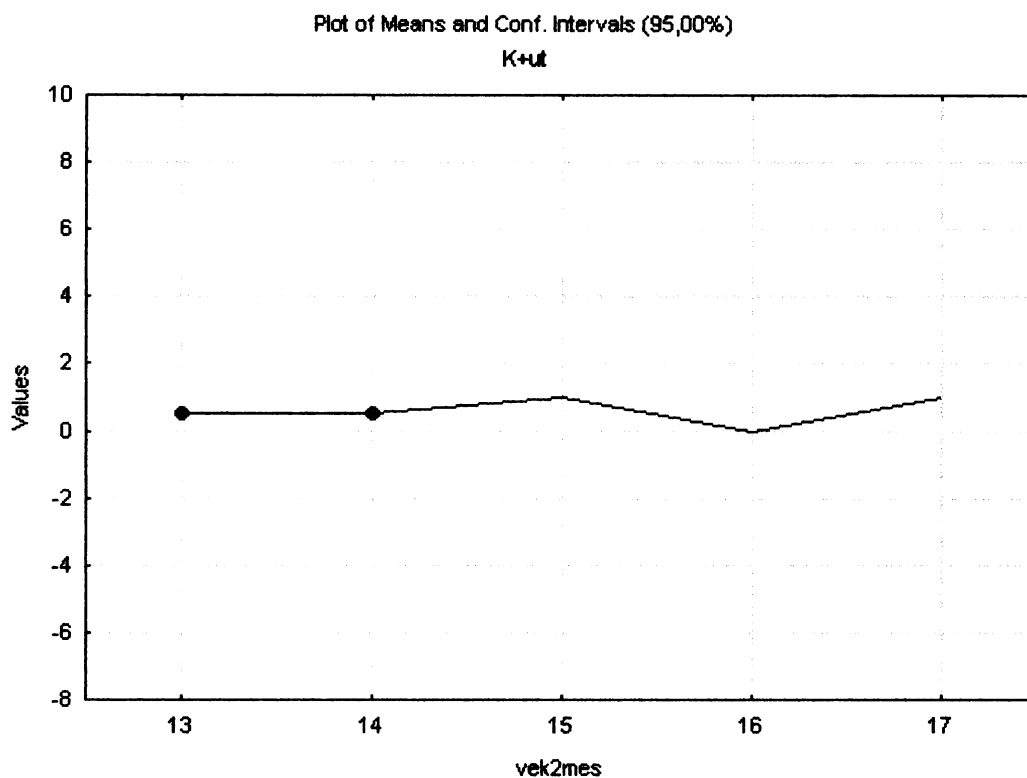
XIV. *Corallus ruschenbergii* (psohlavec)

I u tohoto psohlavce se objevuje pouze kousání.

1) Kousání a útočení

Vliv věku:

Graf 1.18. – závislost kousání a útočení na věku (kategorie po dvou měsících)



V GLZ analýze nevyšlo průkazně nic (příloha 1), nicméně od tohoto druhu máme také jen dva jedince.

Vliv jedince z důvodu malého počtu zvířat testován nebyl.

1.1.2.2. Srovnání chování během standardního vážení a během skenování

Skenování je pro hada pravděpodobně víc stresující než běžné vážení, navíc hady skenujeme zpravidla nejvýše jednou za rok, takže nedochází k habituaci. Testovali jsme závislost průměru z běžných vážení proti hodnotám ze skenování, většinou jednoho, maximálně dvou a to zvlášť pro každý ze sledovaných prvků chování, v rámci dané věkové skupiny a zvlášť pro každý druh. Použili jsme znaménkový test.

I. *Epicrates inornatus* (hroznýšovec portorický)

Lze u něj testovat pouze kousání a útočení ve starší věkové skupině, rozdíl nevyšel průkazný (Příloha 3).

II. *Epicrates angulifer* (hroznýšovec kubánský)

1) Kousání a útočení

Do čtyř měsíců: průkazný (N=34, p=0,003)

5-24 měsíců: neprůkazný (příloha 3)

2) Syčení

Do čtyř měsíců: průkazný (N=34, p=0,01)

5-24 měsíců: neprůkazný (příloha 3)

3) Repelentní látky a defekace

Do čtyř měsíců: průkazný (N=34, p=0,03)

5-24 měsíců: průkazný (N=62, p=0,000003)

III. *Epicrates subflavus* (hroznýšovec jamajský)

Tento druh jsme skenovaly zatím pouze jednou, a to v rámci mladší věkové skupiny. Syčení se u něj prakticky neobjevuje.

1) Kousání a útočení

Neprůkazné (příloha 3)

3) Repelentní látky a defekace

Průkazné (N=55, p=0,000008)

IV. *Epicrates striatus* (hroznýšovec bahamský)

Hady jsme skenovaly jen jednou, v rámci starší věkové skupiny. Jediné antipredační chování dost výrazné na to, aby šlo testovat, je defekace a repelence, průkazně nevyšlo (příloha 3).

V. *Eunectes notaeus* (anakonda žlutá)

Tento druh byl skenován také pouze v rámci starší skupiny. Syčení se u něj neobjevuje.

1) Kousání a útočení

Vyšlo průkazně (N=16, p=0,03)

3) Repelentní látky a defekace

Průkazně nevyšlo (tabulka 3), objevilo se jen u dvou hadů, nicméně při běžném vážení jsme ho nezaznamenaly nikdy.

VI. *Epicrates cenchria maurus* (hroznýšovec duhový) - “obyčejní“

Tento druh nesycí

1) Kousání a útočení

Nevyšlo průkazně ani v jedné věkové kategorii (příloha 3)

3) Repelentní látky a defekace

Ve věku do čtyř měsíců se vůbec neobjevilo, v pozdějším věku nevyšlo průkazně (příloha 3). Podobně jako u anakond se objevilo jen u dvou jedinců, ale mimo skenování nebylo pozorováno nikdy.

VII. *Boa constrictor constrictor* (hroznýš královský)

Tento druh jsme zatím skenovaly pouze v rámci mladší věkové kategorie. Jediná projevená defenzivní strategie byla útočení a kousání, rozdíl nevyšel průkazně (příloha 3). Zajímavé je, že hadi během skenování nevykazovali vůbec žádnou antipredační aktivitu, zatímco při běžném vážení se, sice velice málo, ale vyskytuje.

VIII. *Boa constrictor imperator* (hroznýš královský)

Defekace a repelence se u tohoto druhu neobjevuje.

1) Kousání a útočení

Nevyšlo průkazně ani v jedné věkové kategorii (příloha 3)

2) Syčení

U mladších hadů se neobjevuje vůbec.

Ve starší věkové kategorii vyšel rozdíl průkazně (N=25, p=0,003). Zajímavé je, že v tomto případě během skenování syčí méně, než při běžném vážení. Při skenování syčel jediný had.

IX. *Acrantophis dumerili* (hroznýšovec madagaskarský)

Během prvního skenování (mladší věková kategorie) se neobjevila žádná antipredační reakce, Při druhém se vyskytlo jen syčení (které nevyšlo průkazně, příloha3) a produkce repelentních látek.

3) Repelentní látky a defekace

Rozdíl vyšel průkazně ($N=13$, $p=0,02$), což je o to zajímavější, že do té doby se u tohoto druhu produkce repelentních látek vůbec neobjevila.

1.2. Mezidruhové srovnání

Srovnávali jsme průměrné hodnoty sledovaného antipredačního chování za celý druh. Sledovali jsme, jestli je průkazný rozdíl mezi druhy (pomocí Kruskal – Wallisova testu) a vzájemné rozdíly mezi dvojicemi druhů (pomocí Mann – Whitneyova testu).

Hladina pravděpodobnosti byla vypočtena Bonferroniho metodou.

1.2.1. Věk do čtyř měsíců včetně

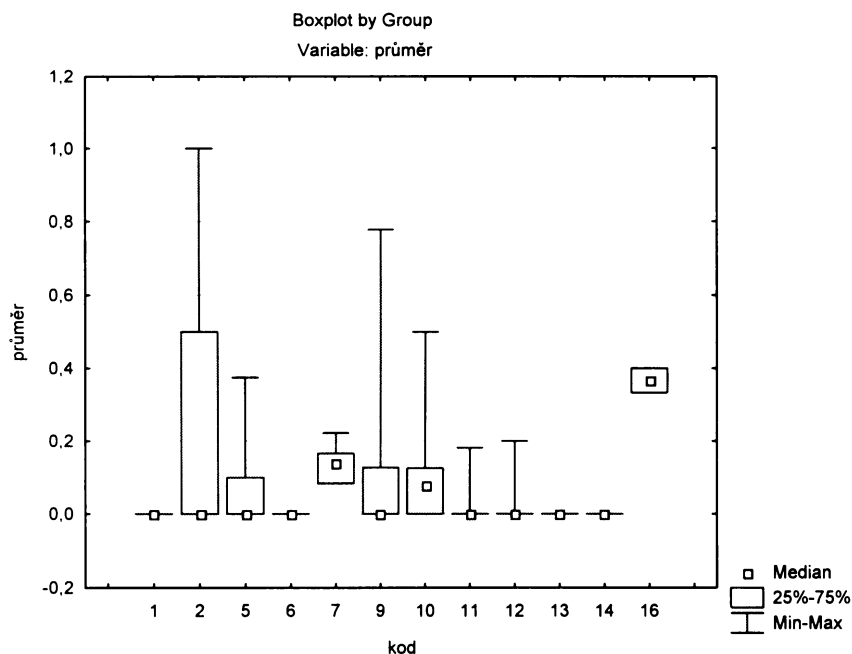
Tabulka 1.1. – průměry druhů ze sledovaných typů antipredačního chování

kód	druh	K+út.	syč.	def+rep	N
1	<i>Epicrates inornatus</i>	0,00	0,00	0,00	19
2	<i>Epicrates angulifer</i>	0,22	0,05	0,03	29
5	<i>Epicrates subflavus</i>	0,07	0,00	0,06	54
6	<i>Epicrates striatus</i>	0,00	0,00	0,00	35
7	<i>Eunectes notaeus</i>	0,13	0,00	0,00	16
9	<i>E.c. maurus</i> -obyčejní	0,10	0,00	0,00	68
10	<i>E.c.m.</i> -Venezuela	0,10	0,00	0,00	40
11	<i>Boa c. constrictor</i>	0,03	0,10	0,00	21
12	<i>Boa c. imperator</i>	0,01	0,00	0,00	49
13	<i>Boa c. occidentalis</i>	0,00	0,17	0,00	4
14	<i>Acrantophis dumerili</i>	0,00	0,00	0,00	6
16	<i>Corallus hortulanus</i>	0,37	0,00	0,00	2

1.2.1.1. Kousání a útočení

Rozdíl mezi druhy vyšel průkazně ($p=0,000$) (příloha 4).

Graf 1.19. Průměrné hodnoty kousání a útočení za jednotlivé druhy



Kódy druhů viz tab. 1.1.

Podle průměru je nejútočnějším druhem zřejmě psohlavec *Corallus hortulanus* (kód 16), nicméně kvůli příliš nízkému N nebyl zahrnut do Mann-Whitneyova testu, stejně jako *Boa constrictor occidentalis* (kód 13).

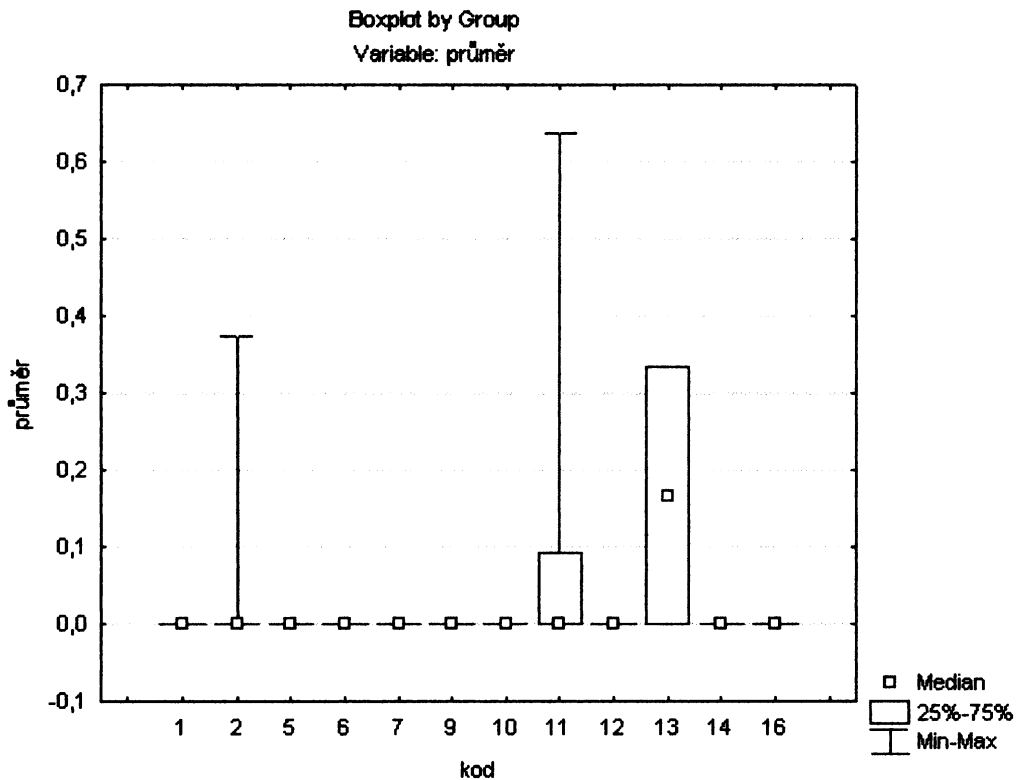
Z Mann-Whitneyova testu tedy vyplývá (příloha 4), že tuto strategii používají nejvíce druhy *Eunectes notaeus* (kód 7), *Epicrates angulifer* (kód 2) a oba typy *Epicrates cenchria maurus* (kódy 9 a 10). Rozdíl mezi nimi průkazný nevyšel.

Ostatní druhy používající tuto strategii nebyly průkazně odlišitelné od nuly (zastupované druhem *Epicrates striatus*, kód 6).

1.2.1.2. Syčení

Rozdíl mezi druhy vyšel průkazný ($p=0,0000$) (příloha 4).

Graf 1.20. Průměrné hodnoty syčení za jednotlivé druhy



Kódy druhů viz tab.1.1.

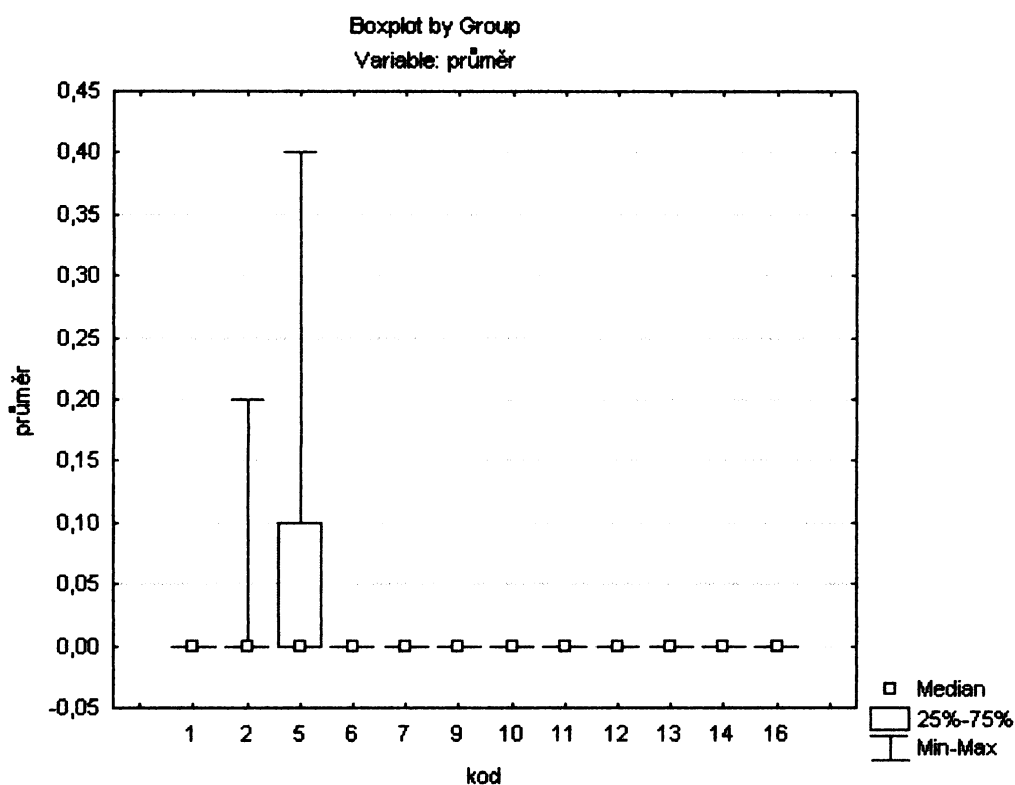
Jak je vidět v grafu 1.20. i v tabulce 1.1., syčení se v tomto věku vyskytuje jen u tří druhů. Zřejmě nejvíc syčí *Boa c. occidentalis* (kód 13), který ale opět nebyl zahrnut do analýzy z důvodu malého N.

Z Mann-Whitneyova testu vyplývá (příloha 4), že oba zbylé druhy (*Boa c. constrictor*, kód 11 a *Epicrates angulifer*, kód 2), lze odlišit od nuly (zastupované druhem *Boa c. imperator*, kód 12). Vzájemný rozdíl nevyšel průkazný.

1.2.1.3. Repelentní látky a defekace

Rozdíl mezi druhy je průkazný ($p=0,0000$) (příloha 4).

Graf 1.21. Průměrné hodnoty defekace a repelence za jednotlivé druhy



Kódy druhů viz tabulka 1.1.

Jak je zřejmé z grafu 1.21. i z tabulky 1.1. Defekace a použití repelentních látek se v tomto věku vyskytuje jen u druhů *Epicrates angulifer* (kód 2) a *Epicrates subflavus* (kód 5). Od nuly (zastupované druhem *Epicrates striatus*, kód 6) se průkazně liší pouze *Epicrates subflavus* (příloha 4).

1.2.2. Věk 5-24 měsíců

Tabulka 1.2. – průměry druhů ze sledovaných typů antipredačního chování

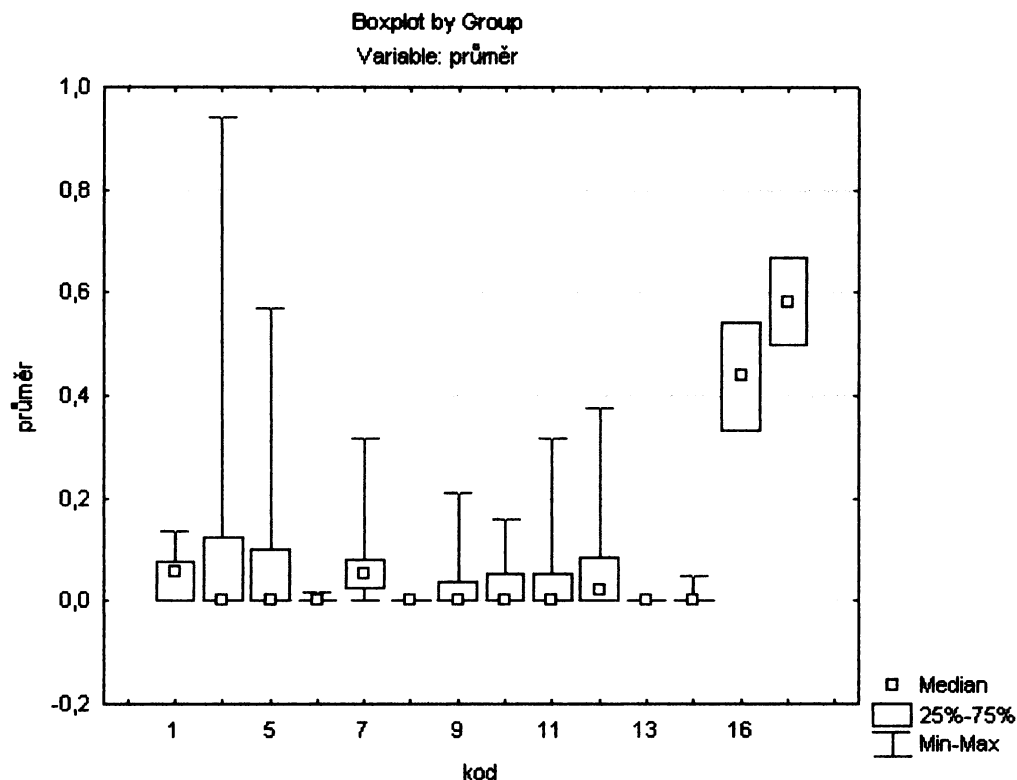
kod	druh	K+út.	syč.	def.+rep.	průměr
1	<i>Epicrates inornatus</i>	0,05	0,00	0,00	17
2	<i>Epicrates angulifer</i>	0,09	0,05	0,11	125
5	<i>Epicrates subflavus</i>	0,06	0,01	0,16	51
6	<i>Epicrates striatus</i>	0,00	0,00	0,01	30
7	<i>Eunectes notaeus</i>	0,07	0,00	0,00	16
8	<i>Eunectes murinus</i>	0,00	0,00	0,00	2
9	<i>E.c. maurus</i> -obyčejní	0,03	0,00	0,00	56
10	<i>E.c.m.</i> -Venezuela	0,04	0,00	0,00	17
11	<i>Boa c. constrictor</i>	0,06	0,03	0,00	17
12	<i>Boa c. imperator</i>	0,05	0,03	0,00	46
13	<i>Boa c. occidentalis</i>	0,00	0,00	0,00	2
14	<i>Acrantophis dumerili</i>	0,01	0,00	0,00	19
16	<i>Corallus hortulanus</i>	0,44	0,00	0,00	2
17	<i>C. ruschenbergerii</i> *	0,58	0,00	0,00	2

*Psohlavci *Corallus ruschenbergeri* jsou starší než je uvedené věkové rozmezí, ale z grafu 1.18. i z připojené GLZ analýzy vyplývá, že u tohoto druhu nemá věk na toto chování vliv.

1.2.2.1. Kousání a útočení

Rozdíl mezi druhy vyšel průkazně ($p=0,0000$) (příloha 4).

Graf 1.22. Průměrné hodnoty kousání a útočení za jednotlivé druhy



Kódy druhů viz tabulka 1.2.

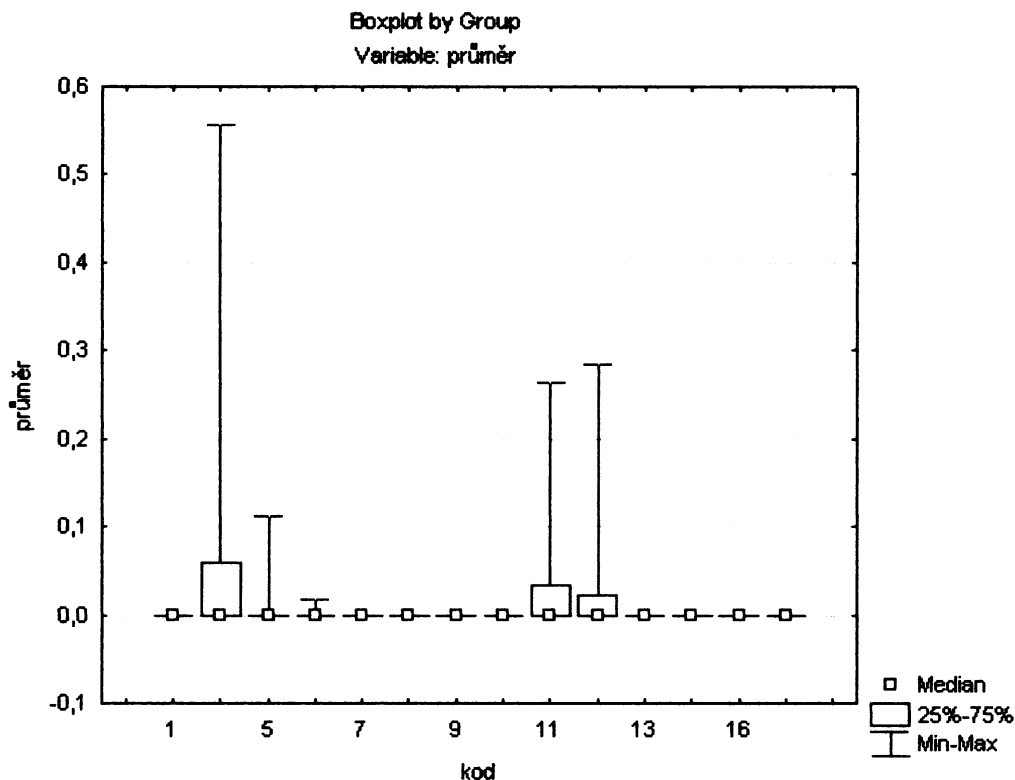
Kvůli malému N nebyly do analýzy zahrnuty čtyři druhy, a to dva zřejmě nejútočnější (*Corallus hortulanus*, kód 16 a *C.ruschenbergerii*, kód 17) spolu s dvěma, co naopak neútočí vůbec (*Eunectes murinus*, kód 8 a *Boa c. occidentalis*, kód 13).

Podle Mann-Whitneyova testu se od nejméně útočného druhu (*Epicrates subflavus*, kód 6) prokazatelně liší všechny ostatní, s výjimkou hroznýšovce *Acrantophis dumerili* (kód 14). Žádná další odlišnost prokazatelně nevyšla, a to ani rozdíl mezi druhem s nejvyšším průměrem (*Epicrates angulifer*, kód 2) a výše zmiňovaným druhem *Acrantophis dumerili*.

1.2.2.2. Syčení

Rozdíl mezi druhy vyšel průkazný ($p=0,0000$) (příloha 4).

Graf 1.23. Průměrné hodnoty syčení za jednotlivé druhy



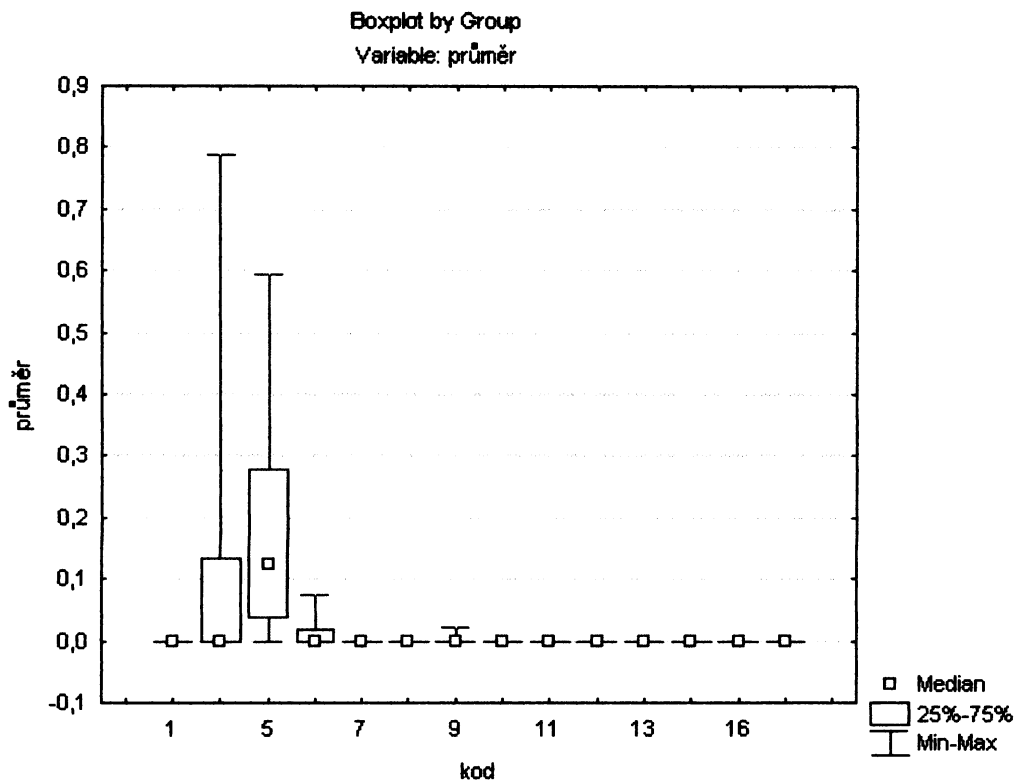
Kódy druhů viz tabulka 1.2.

Z pěti druhů vykazujících toto chování vyšly průkazně odlišně od nuly (reprezentované druhem *Epicrates c. maurus* (kód 9) pouze tři, a to *Epicrates angulifer* (kód 2), *Boa c. constrictor* (kód 11) a *Boa c. imperator* (kód 12). Rozdíl mezi nimi průkazný nebyl.

1.2.2.3. Repelentní látky a defekace

Rozdíl mezi druhy je průkazný ($p=0,000$) (příloha 4).

Graf 1.24. Průměrné hodnoty defekace a repelence za jednotlivé druhy



Kódy druhů viz tabulka 1.2.

Ze čtyř druhů u kterých se toto chování vyskytuje, vyšly průkazně od nuly (reprezentované druhem *Boa c. imperator* (kód 12) pouze tři. Mezi nimi je signifikantní pouze rozdíl mezi druhem *Epicrates subflavus* (kód 5) a *Epicrates striatus* (kód 6) (příloha 4).

2. Potravní chování

2.1. Charakteristika druhů

2.1.1. Kvalitativní data

I. *Epicrates inornatus*

Mlád'ata se rodí malá, průměrně váží 17g (N=19) a často se objevují problémy při přijímání potravy. Většinu bylo třeba alespoň několik prvních týdnů krmit násilím, pět mlád'at (z 19) nezačalo přijímat potravu a zemřelo. Nicméně se jedná o zvířata, která od narození žerou teplokrevnou kořist. Dva starší jedinci, kteří už jsou dost velcí na to, aby byli schopni spolknout kuřecí krk, je žerou zpravidla rychleji a ochotněji než myši.

Nežerou příliš často, i ve velikosti, kdy ostatním druhům obvykle vyhovuje jíst jednou týdně, tito často potravu odmítali.

II. *Epicrates angulifer*

Mlád'ata se rodí velká, největší ze všech hroznýšovců r. *Epicrates*, průměrná váha je 164g (N=90). Až na výjimky u nich nejsou žádné problémy s příjmem potravy. Žerou teplokrevnou kořist, jakmile jsou dost velcí, začneme je krmit krky, které obvykle také přijímají bez problémů.

III. *Epicrates subflavus*

Rodí se malí, průměrně mají jen 15g (N=55), což je váha, kterou i u jiných druhů bereme jako nebezpečně nízkou. Potravu přijímají špatně, většina z nich musela být krmena násilím, a to podstatně déle než u výše zmíněných hroznýšovců *E. inornatus*. Z dvou vrhů, které jsme dostali hned po narození (celkem 55 hadů) jich 27 zemřelo během prvního roku, právě kvůli problémům s krměním. Přeživší už žerou sami.

Zkoušeli jsme, jestli nebudou lépe než myšata přijímat kuřecí maso, případně maso z leguána (které nám velice pomohlo při odchovu mlád'at druhu *Epicrates striatus*, jak bude uvedeno dále), ale všechny typy kořisti přijímala mlád'ata srovnatelně, tj. poměrně špatně. V současnosti je krmíme kuřecím masem.

IV. *Epicrates striatus*

Mlád'ata tohoto druhu žerou v přírodě malé anolisy, jejich krmění v zajetí je tedy obtížné. Myšata ani kuřecí maso nežrala vůbec, proto musela být krmena násilím.

Myšata začalo přijímat dobrovolně jen sedm hadů, většina z nich až po půl roce života. Zajímavé je, že jeden z nich poté zřejmě ztratil jakoukoliv představu o tom, jak by měla vypadat kořist, takže během vážení (zřejmě jako reakci na pohyb) zcela běžně lovil a často i několik minut škrtil předměty typu vlastní misky na vodu nebo podestlaných novin. Toto chování trvalo skoro dva měsíce.

Když bylo hadům cca 14 měsíců, získali jsme maso z leguána.

Tabulka 2.1. Průběh pěti následujících krmení

číslo hada	1.			2.			3.			4.			5.		
	myše	kuře	leguán	myše	kuře	leguán	myše	kuře	leguán	myše	kuře	leguán	myše	kuře	leguán
1		0				1		1				1		1	
2		0				1		1				1		1	
3		0				1		1				1		1	
4		0				1			1		1			1	
5		0				1			1		1			1	
6		0				1		0				1		1	
7*	1			1				1				0	1		
9		0				1		1				1		1	
11		0				0			0		0			1	
12		0				1			1		1			1	
14		0				1			1		1			1	
16		0				0			0		1			1	
17		0				1			1		0			1	
18		0				1			1		1			1	
19*	1			1				1			0		1		
23	1					1			1		1			1	
24		0				1		1				1		1	
28*	1			1					0		0		1		
29		0				1			1		1			1	
31*	1			1				1				0	1		
32*	1			1				1				0	1		
33		0				1			1		1			1	
35*	1			0				0				0	1		

*Hadi co už samostatně přijímali myšata

0 – had kořist nesežral

1 – sežral

V prvním sloupci tab. 2.1. je vidět, jak probíhalo krmení před tím, než hadi dostali maso z leguána. Ve sloupci číslo 2 je první krmení leguánem, ve sloupcích 3 a 4 je pokus – polovina hadů dostala kuřecí maso, druhá polovina leguána. Čekali jsme, že maso z kuřete odmítnou, protože dříve ho nežrali, nicméně většina ho snědla. V pátém sloupci je krmení následující po pokusu, které lze srovnat s prvním sloupcem. Od této chvíle žere většina

hadů kuřecí maso bez jakýchkoliv problémů. Výjimkou jsou někteří z hadů, co začali žrát dobrovolně myšata, ti maso odmítají.

V. *Eunectes notaeus*

Bezproblémoví hadi, zřejmě potravní generalisté. Žerou jak různé hlodavce, tak kuřecí krky, jedno mládě se jednou dokonce pokusilo sežrat granuli pro myši. Loví spíše pomaleji, ale zato zpravidla úspěšně na první pokus.

VI. *Epicrates cenchria maurus*

Podobně jako většina antilských hroznýšovců i mlád'ata tohoto druhu se rodí malá (průměrně 22g, N=113). Občas se najde jedinec který není ochoten žrát, ale většinou přijímají potravu bez problémů, loví rychle. Přijímají teplokrevnou kořist, a to i mrtvou. Stalo se, že jsme neměli dostatečně malou kořist pro jedno mládě, proto dostalo čtyři nožičky z mrtvého křečka, které snědlo naprosto ochotně a samo. Malým mlád'atům Venezuelského typu jsme zkoušely dát i kuřecí maso, vesměs ho nežrala. Podobně většina ze starších jedinců "obyčejného" typu není ochotná přijímat kuřecí krky. Dospělí hadi (obou typů, nezahrnutí do analýzy) žerou kuřecí krky až na výjimky ochotně.

VII. *Boa constrictor constrictor*

Jako malí jsou chováním velice podobní poddr. *Boa c. imperator*, až ve věku několika měsíců se od nich začnou významně odlišovat rychlostí lovu a ochotou žrát. Zcela ochotně přijímají potravu i jednou týdně, což je pro větší hady většinou příliš krátký interval. Častěji než jakýkoliv jiný druh uloví kořist ještě dřív, než dopadne na zem, v době krmení se běžně pokouší zakousnout i dvířka od terária (tj. hladkou skleněnou plochu), vyprovokuje je jakýkoliv pohyb v okolí. Ochotně žerou kromě hlodavců i kuřecí krky.

VIII. *Boa c. imperator*

U tohoto poddruhu se od sebe výrazně liší jedinci, především ochotou žrát, což se projevuje i velkým váhovým rozptylem sourozenců z jednoho vrhu. Běžně se stává, že největší had váží několiknásobek váhy nejmenšího. Často se ve vrhu najde několik mlád'at, která začnou žrát až později, výjimečně je nutné přistoupit i k násilnému krmení.

Žerou hlodavce, zajímavé je, že někteří jedinci naprosto odmítají požití mrtvou kořist, had na ní obvykle reaguje syčením. Jiní jedinci jí sežerou bez problémů.

IX. *Boa c. occidentalis*

Rodí se velcí, mohou být o třetinu až polovinu větší než příslušníci obou předchozích poddruhů. Způsobem lovu i ochotou žrát se podobají poddruhu *Boa c. constrictor*, jen loví rychle už od začátku, chybí ono několikaměsíční období, kdy *B.c. constrictor* loví poněkud váhavě, což možná může být právě vyšší porodní váhou.

X. *Acrantophis dumerili*

Při narození velký, v zásadě bezproblémový had, jedinci, kteří přijímají potravu neochotně se vyskytují zřídka. Starší jsou ochotni žrát i kuřecí krky.

XI. r. *Corallus*

Oba druhy jsou si v příjmu potravu dost podobné, lze je tedy shrnout do jedné kapitolky. Hlavní rozdíl mezi nimi a ostatními druhy pramení z jejich morfologie, jedná se o dlouhé a velice štíhlé stromové hady. Obecně platí, že had by měl dostat kořist odpovídající přibližně 10-20% jeho vlastní váhy. Například hroznýši královští mohou bez problémů dostat i 30%, jeden dokonce přežil i náhodné sežrání kořisti dosahující přibližně 80% jeho váhy. U psohlavců by se váha kořisti měla pohybovat okolo oněch 10%. Jeden had zemřel po sežrání kořisti dosahující 20% a to se jednalo o dvě myšata – tedy nic velkého a kulatého, co by hlavně mělo působit problémy.

XII. *Candoia carinata paulsoni*

Druh, který je zvyklý jíst žáby, teplokrevnou kořist není ochoten přijímat. Jednoho z našich dvou jedinců se nám podařilo převést na myšata, druhý bohužel zemřel. Přeživší jedinec už žere zcela bez problémů. Přestože se jedná o velice malé zvíře (při prvním vážení (ve věku dvou měsíců) měl jen devět gramů a nyní (ve čtyřech měsících) váží 15g), frekvence krmení mu vyhovuje týdně, častější krmení zpravidla odmítá.

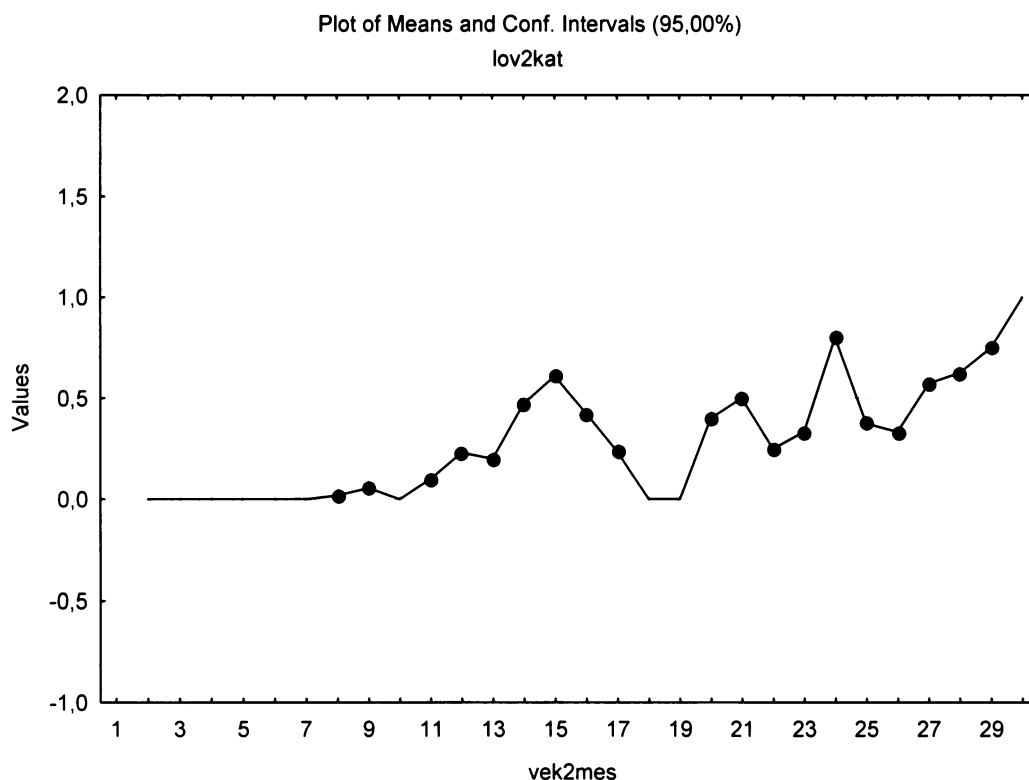
2.1.2. Kvantitativní data

Rychlost lovu jsme hodnotili stejným způsobem jako antipredační chování, tj. GLZ analýzou jsme testovali věk, hmotnost a vliv jedince (pokud to šlo). Potom jsme rozdělili datový soubor na stejné dvě věkové kategorie (do čtyř měsíců včetně a od pěti měsíců do dvou let) aby bylo možné následné srovnání všech sledovaných parametrů chování. V rámci každé skupiny jsme opět otestovali vliv jedince pomocí Chí-kvadrát testu.

Hodnota “1“ představuje lov do deseti vteřin, hodnota “0“ lov za jakoukoliv delší dobu.

I. *Epicrates inornatus* (hroznýšovec portorický)

Graf 2.1. Závislost rychlosti lovu na věku (kategorie po 2 měsících)

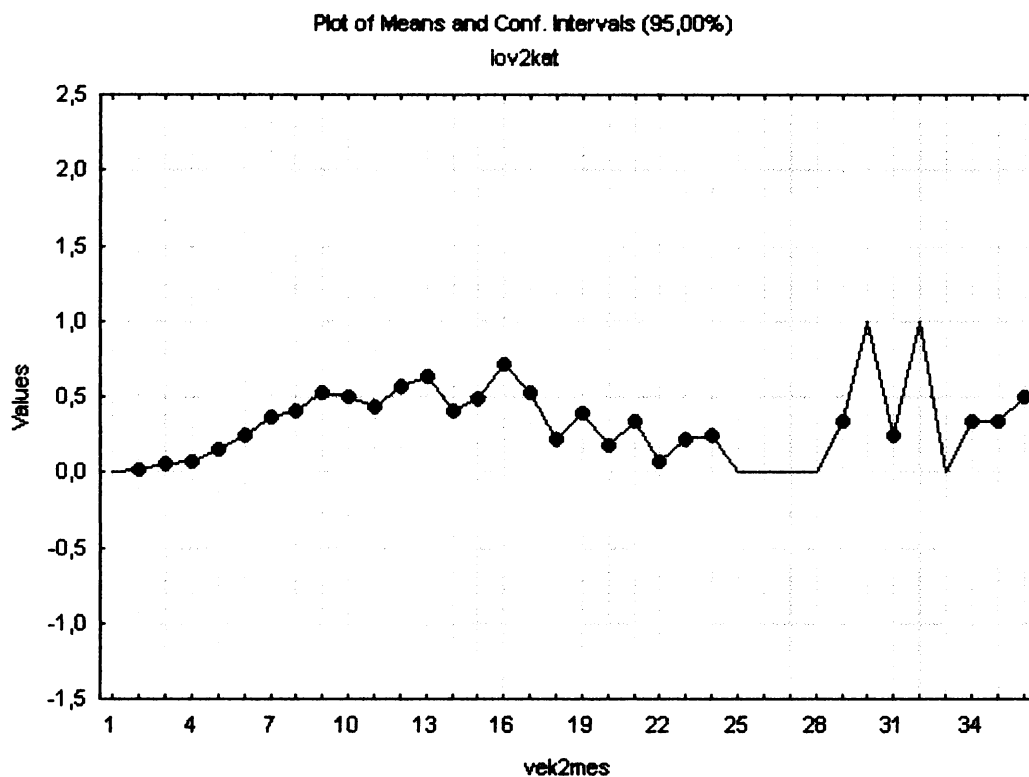


V GLZ analýze vyšel průkazně věk ($N=21$, $p=0,000000$), hmotnost ($N=21$, $p=0,004$) a vliv jedince ($N=21$, $0,00005$) (příloha 5).

Chí-kvadrátem šlo testovat pouze starší skupinu, protože v mladší je rychlost lovu rovná vždycky nule. Ve starší skupině nevyšel vliv jedince průkazně (příloha 6).

II. *Epicrates angulifer* (hroznýšovec kubánský)

Graf 2.2. Závislost rychlosti lovu na věku (kategorie po 2 měsících)



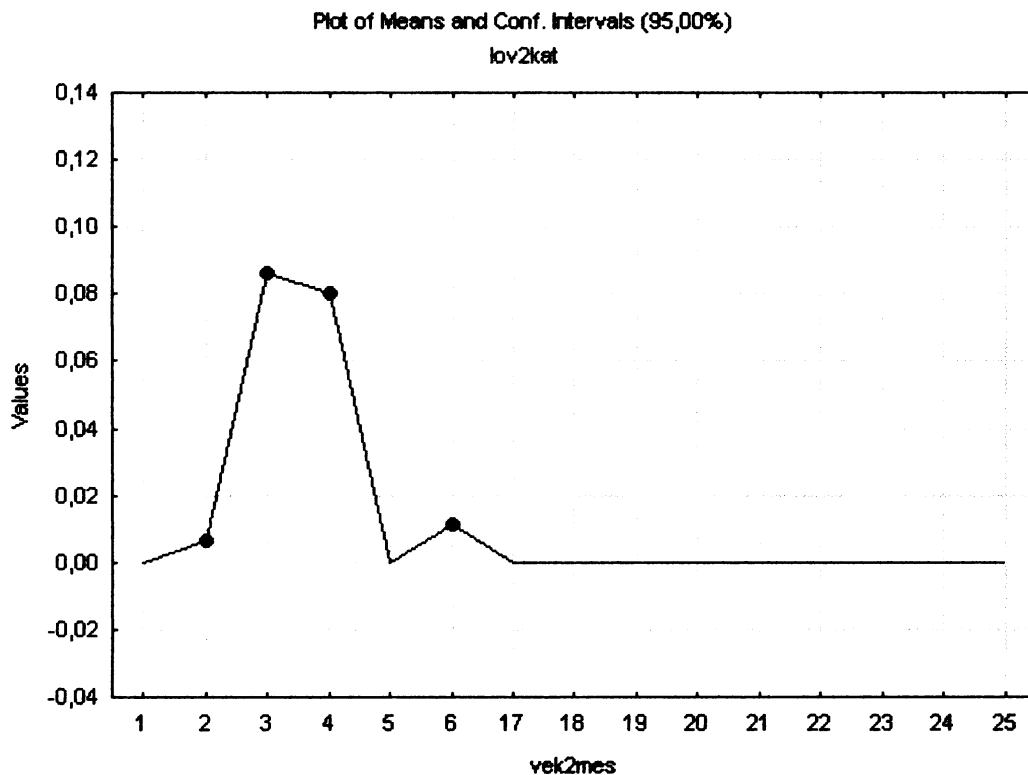
V GLZ analýze vyšel průkazně věk ($N=131$, $p=0,000000$) i hmotnost ($N=131$, $p=0,002$).
Jedinec otestovat nešel (příloha 5).

Mladší skupina chí-kvadrátem testovat nešla, jelikož se rychlost lovu opět rovnala vždy nule.

Vliv jedince 5-24 měsíců: M-L Chí-kvadrát = 660,55 ($df = 127$, $p = 0,0000$)

III. *Epicrates subflavus* (hroznýšovec jamajský)

Graf 2.3. Závislost rychlosti lovu na věku (kategorie po 2 měsících)



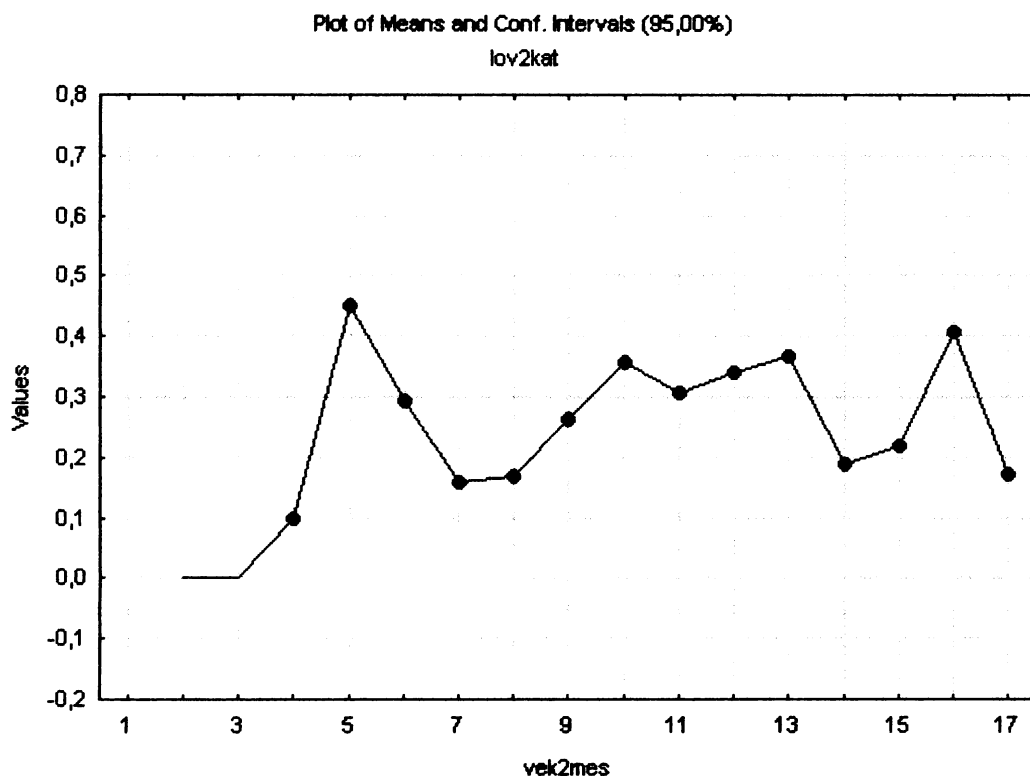
V GLZ vyšel průkazně věk ($N=59$, $p=0,0002$) i hmotnost ($N=59$, $p=0,000000$). Jedinec otestovat nešel (příloha 5).

Mladší skupina chí-kvadrátem testovat nešla, jelikož se rychlost lovu opět rovnala vždy nule.

Vliv jedince 5-24 měsíců: M-L Chí-kvadrát = 76,32 ($df = 49$, $p = 0,008$)

IV. *Epicrates striatus* (hroznýšovec bahamský)

Graf 2.4. Závislost rychlosti lovu na věku (kategorie po 2 měsících)



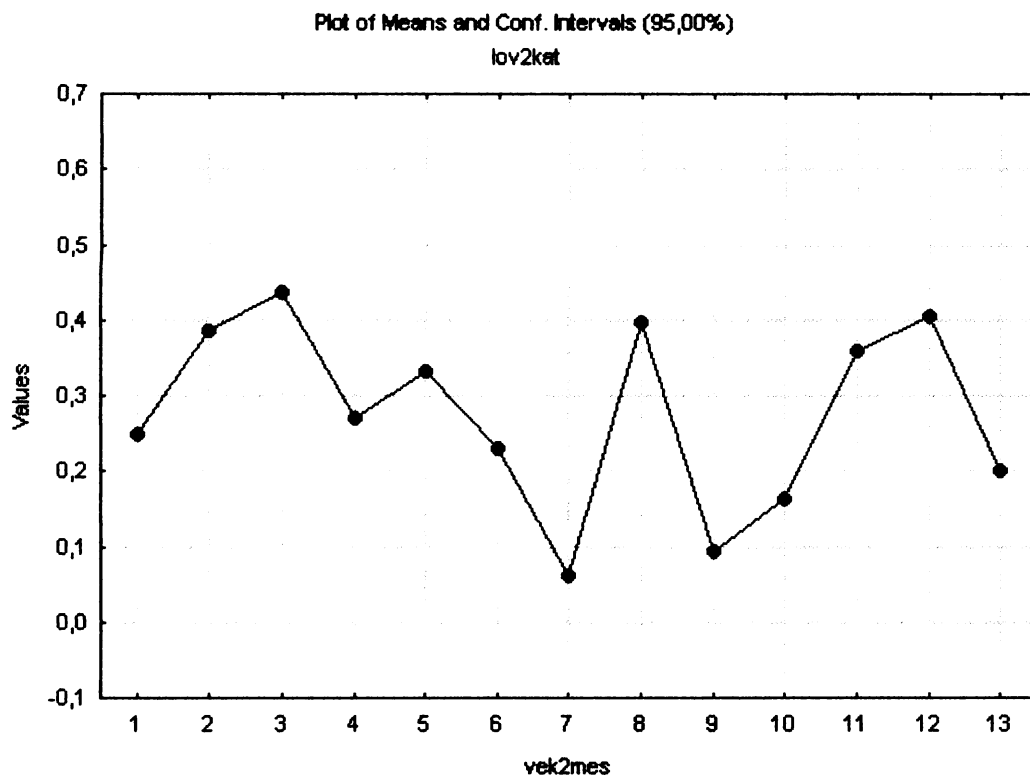
V tomto případě se jak graf, tak obě analýzy týkají pouze starší věkové skupiny, protože dříve sami vůbec nepřijímali potravu a byli krmeni násilím.

V GLZ analýze vyšla průkazně pouze hmotnost ($N=26$, $p=0,04$), vliv jedince otestovat nešel (příloha 5).

Vliv jedince 5-24 měsíců: M-L Chí-kvadrát = 115,16 ($df = 30$, $p = 0,00000$)

V. *Eunectes notaeus* (anakonda žlutá)

Graf 2.5. Závislost rychlosti lovu na věku (kategorie po 2 měsících)



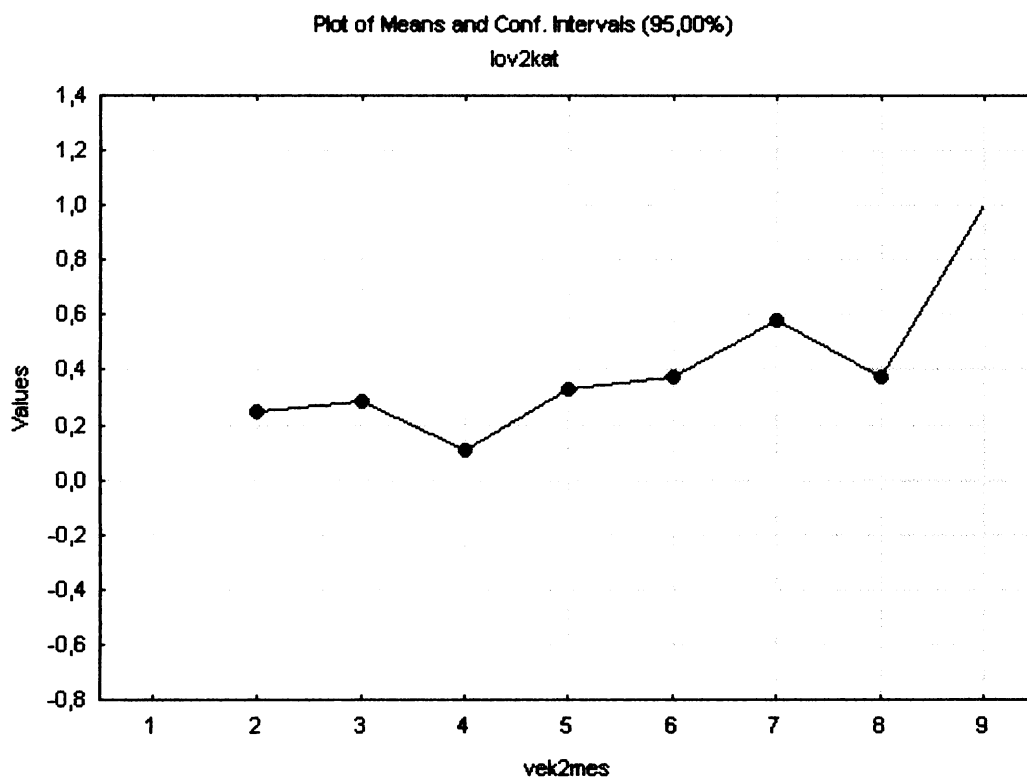
V GLZ analýze vyšel průkazně pouze vliv jedince (N=16, p=0,02) (příloha 5)

Vliv jedince do 4 měsíců: M-L Chí-kvadrát =28,15 (df = 15, p = 0,02)

Vliv jedince 5-24 měsíců: M-L Chí-kvadrát=46,65 (df=15, p=0,00004)

VI. *Eunectes murinus* (anakonda velká)

Graf 2.6. Závislost rychlosti lovu na věku (kategorie po 2 měsících)

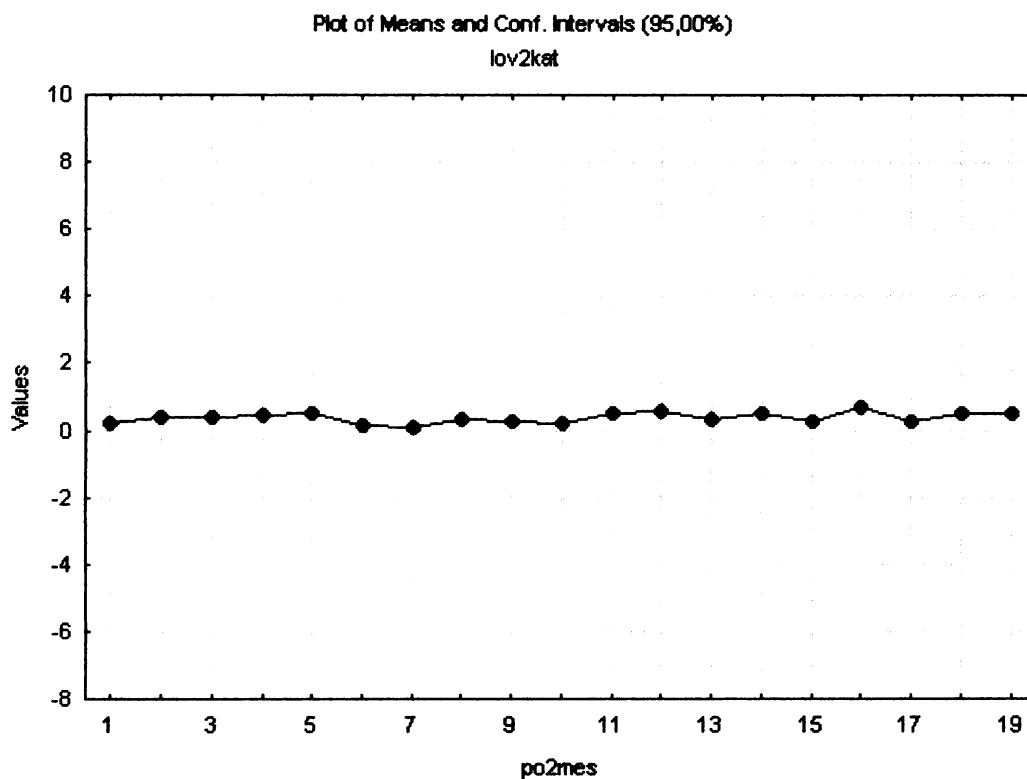


V GLZ analýze nevyšlo průkazně nic (příloha 5), ale jedná se jen o dvě zvířata.

Taktéž z důvodu malého N nebyl testován vliv jedince pomocí Chí-kvadrátu.

VII. *Epicrates cenchria maurus* (hroznýšovec duhový) - “obyčejný“

Graf 2.7. Závislost rychlosti lovu na věku (kategorie po 2 měsících)



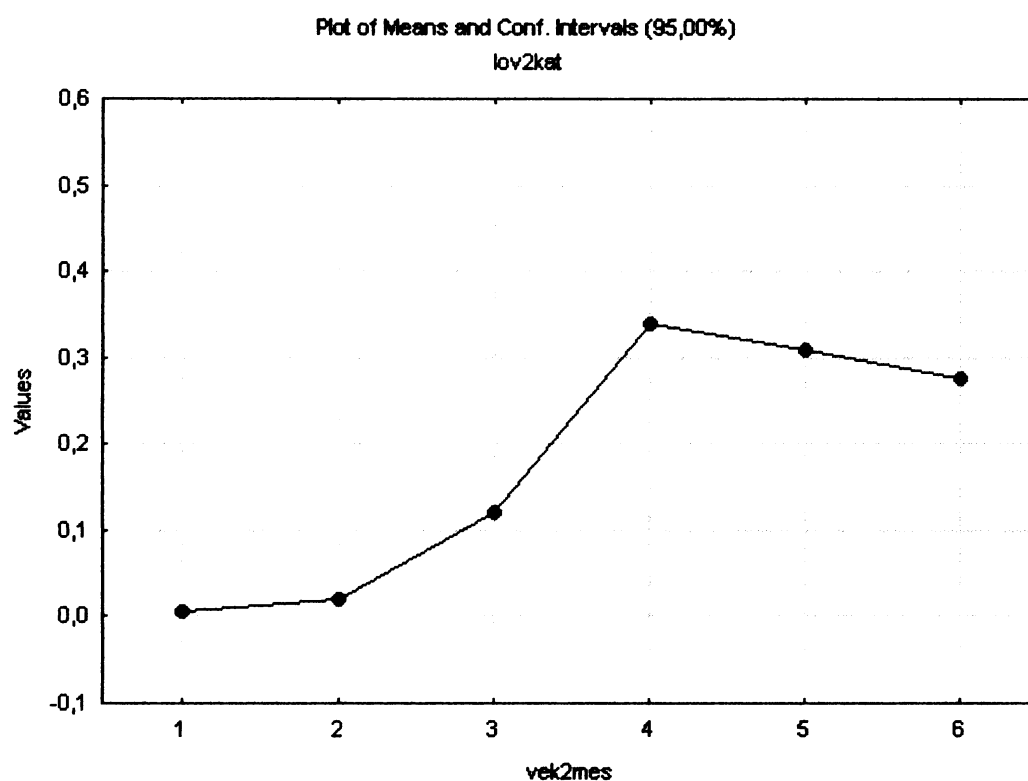
V GLZ analýze nevyšlo průkazně nic, vliv jedince otestovat nešel (N=70, příloha 5).

Vliv jedince do 4 měsíců: M-L Chí-kvadrát=217,22 (df = 69, p = 0,00000)

Vliv jedince 5-24 měsíců: M-L Chí-kvadrát=102,37 (df=56, p=0,0002)

VIII. *Epicrates cenchria maurus* (hroznýšovec duhový) – z Venezuely

Graf 2.8. Závislost rychlosti lovu na věku (kategorie po 2 měsících)



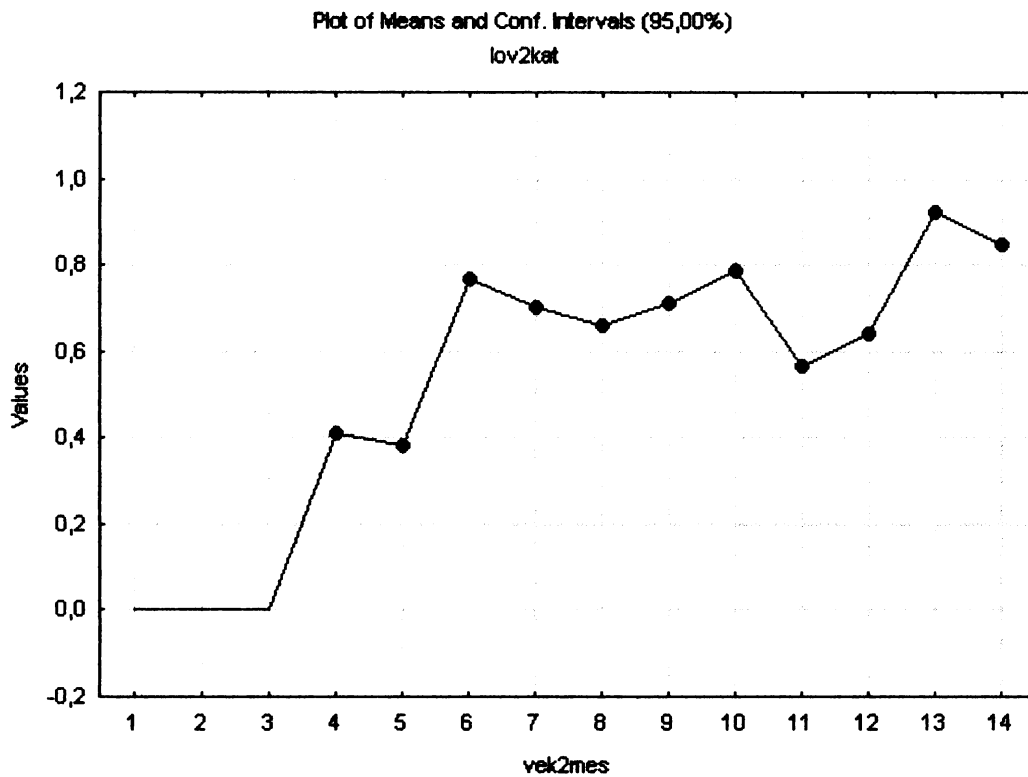
V GLZ analýze vyšel průkazně věk ($N=41$, $p=0,0002$) a hmotnost ($N=41$, $p=0,02$) (příloha 5).

Vliv jedince do 4 měsíců nevyšel průkazně (příloha 6).

Vliv jedince 5-24 měsíců: M-L Chí-kvadrát=70,61 (df=16, $p=0,00000$)

IX. *Boa c. constrictor* (hroznýš královský)

Graf 2.9. Závislost rychlosti lovu na věku (kategorie po 2 měsících)



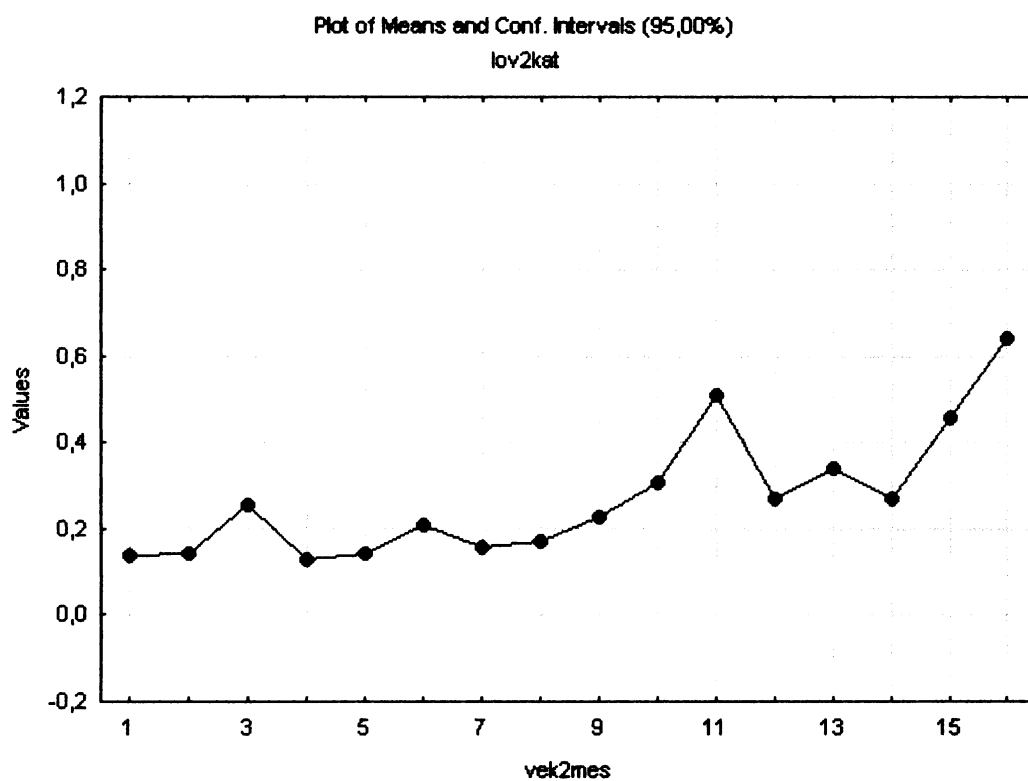
V GLZ analýze vyšel průkazně pouze věk ($N=23$, $p=0,000000$), vliv jedince otestovat nešel (příloha 5).

Mladší skupina chí-kvadrátem testovat nešla, jelikož se rychlost lovu opět rovnala vždy nule.

Vliv jedince 5-24 měsíců: M-L Chí-kvadrát = 29,42 ($df = 18$, $p = 0,04$)

X. *Boa c. imperator* (hroznýš královský)

Graf 2.10. Závislost rychlosti lovu na věku (kategorie po 2 měsících)



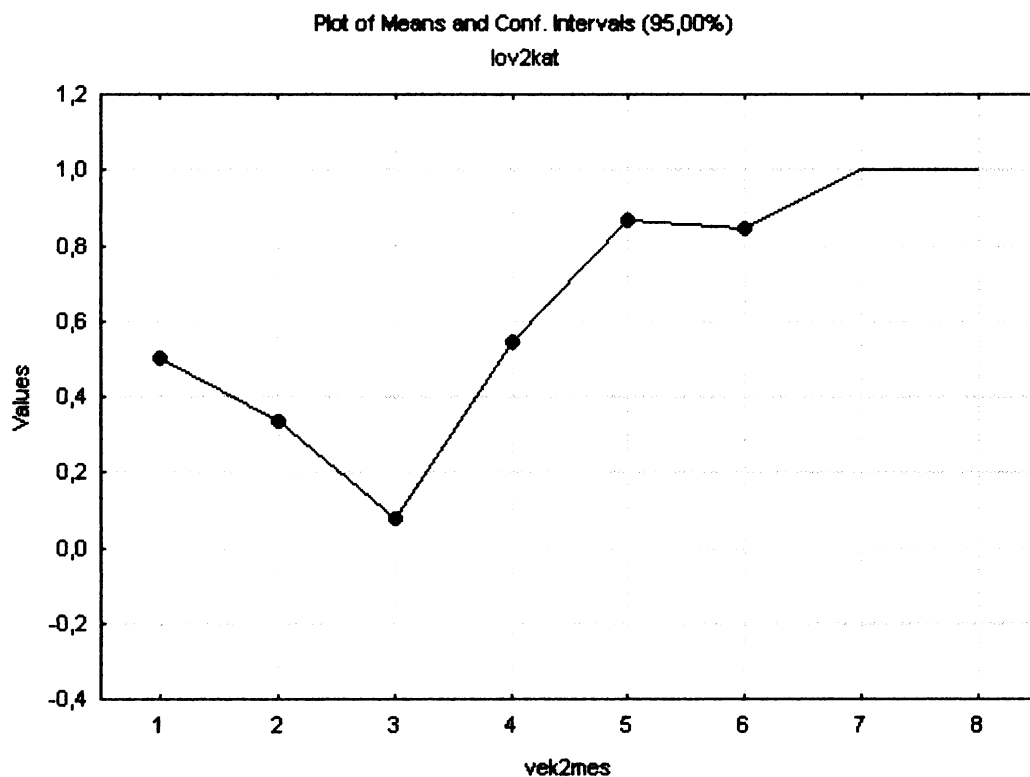
V GLZ analýze nevyšlo průkazně nic, vliv jedince otestovat nešel (N=59, příloha 5).

Vliv jedince do 4 měsíců: M-L Chí-kvadrát=90,16 (df = 49, p = 0,0003)

Vliv jedince 5-24 měsíců: M-L Chí-kvadrát=187,42 (df=45, p=0,0000)

XI. *Boa c. occidentalis* (hroznýš královský)

Graf 2.11. Závislost rychlosti lovu na věku (kategorie po 2 měsících)

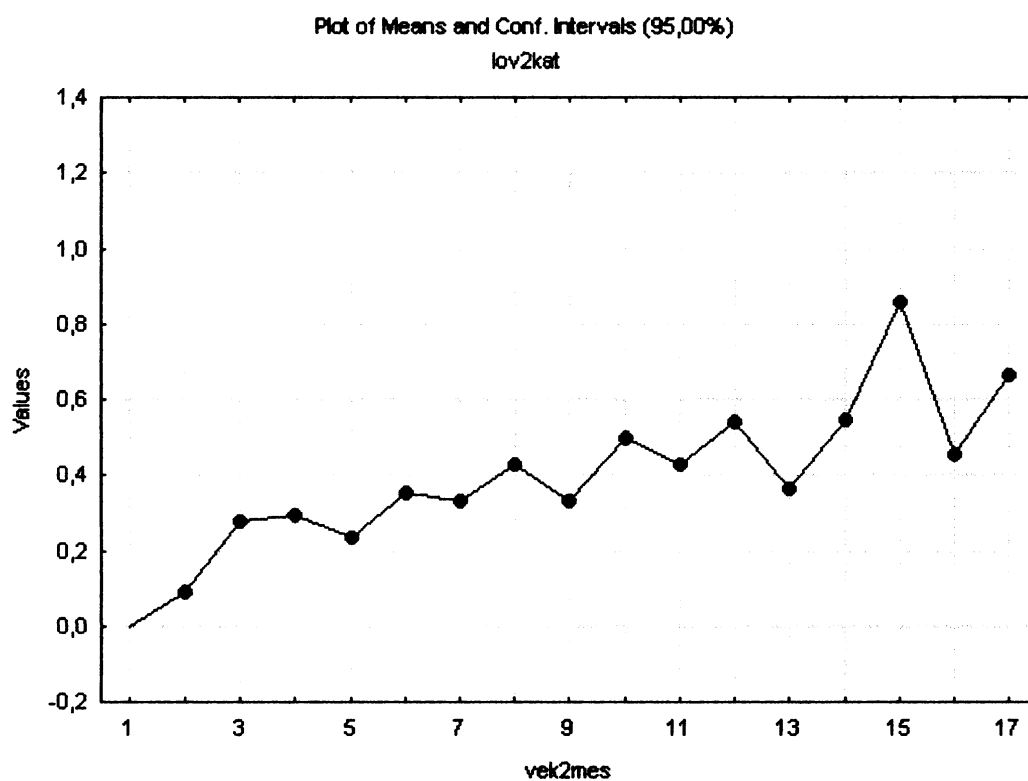


V GLZ analýze vyšel průkazně věk ($N=4$, $p=0,04$) a hmotnost ($N=4$, $p=0,04$) (příloha 5), ale z důvodu malého N je třeba brát tyto výsledky s rezervou.

Test jedince pomocí chí-kvadrátu nebyl z důvodu malého N proveden.

XII. *Acrantophis dumerili* (hroznýšovec madagaskarský)

Graf 2.12. Závislost rychlosti lovu na věku (kategorie po 2 měsících)



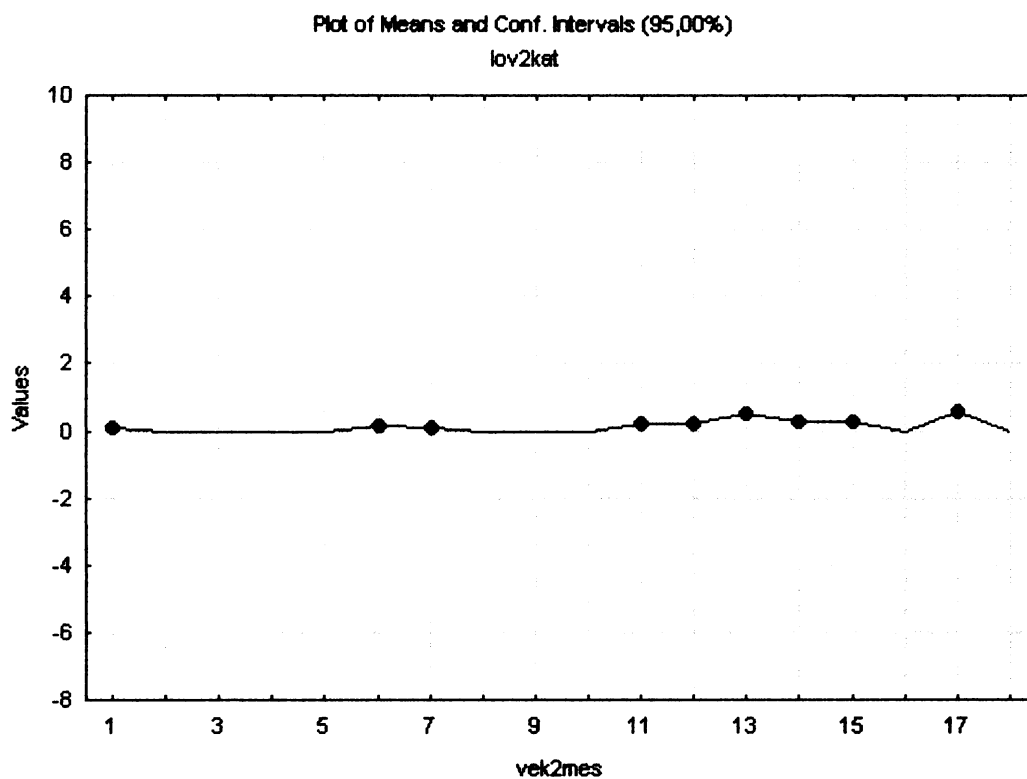
V GLZ analýze vyšel průkazně věk ($N=19$, $p=0,03$) a hmotnost ($N=19$, $p=0,000000$), jedinec otestovat nešel (příloha 5).

Rozdíl mezi jedinci v mladší skupině nevyšel průkazný (příloha 6)

Vliv jedince 5-24 měsíců: M-L Chí-kvadrát=108,01 ($df=18$, $p=0,00000$)

XIII. *Corallus hortulanus* (psohlavec orinocký)

Graf 2.13. Závislost rychlosti lovu na věku (kategorie po 2 měsících)

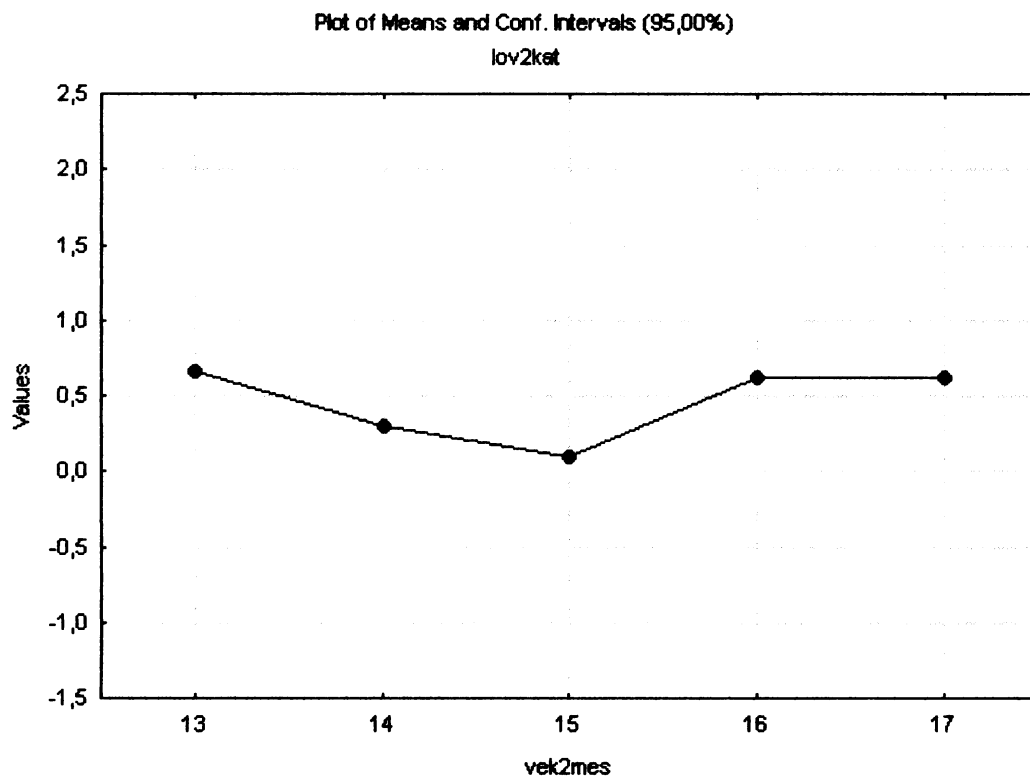


V GLZ analýze vyšla průkazně hmotnost ($N=2$, $p=0,01$), ale jedná se o příliš nízký počet zvířat.

Chí-kvadrát počítán nebyl.

XIV. *Corallus ruschenbergii* (psohlavec)

Graf 2.14. Závislost rychlosti lovu na věku (kategorie po 2 měsících)



V GLZ analýze nevyšlo průkazně nic (N=2, příloha 5), ale opět jde o příliš málo zvířat.

Chi-kvadrát počítán nebyl.

2.2. Mezidruhové srovnání

Stejně jako u antipredačního chování jsme srovnávali průměrné hodnoty rychlosti lovu za celý druh. Sledovali jsme, jestli je průkazný rozdíl mezi druhy (pomocí Kruskal – Wallisova testu) a vzájemné rozdíly mezi dvojicemi druhů (pomocí Mann – Whitneyova testu). Hladina pravděpodobnosti byla vypočtena Bonferroniho metodou.

2.2.1. Věk do čtyř měsíců včetně

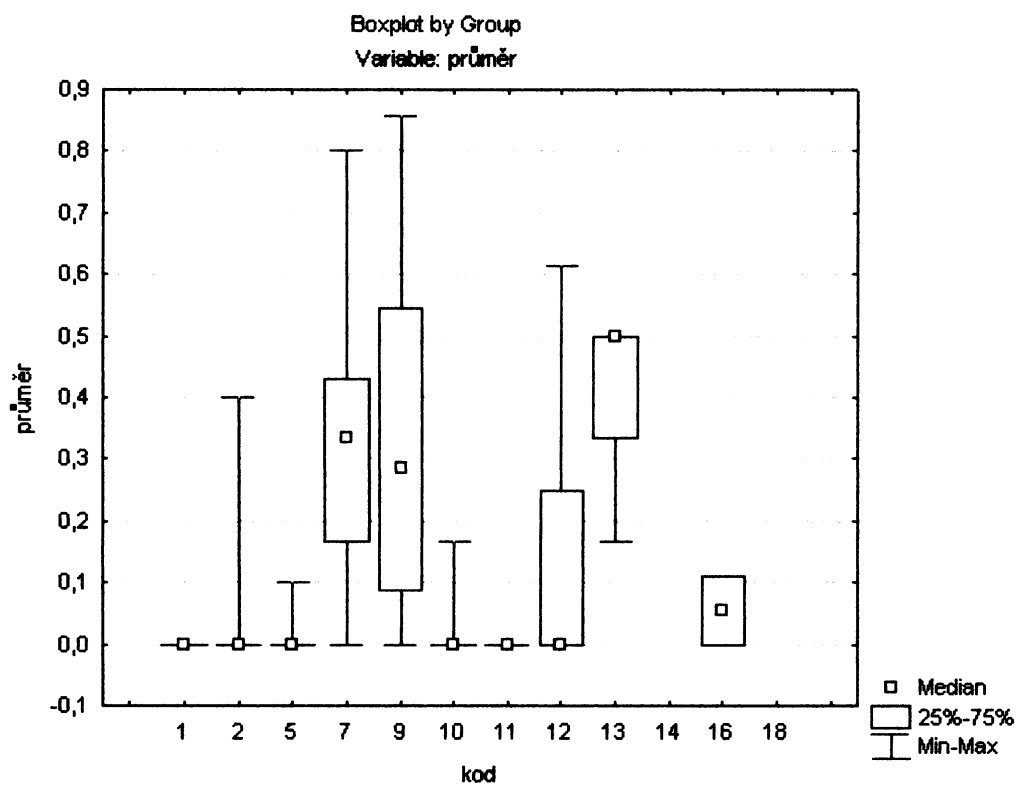
Tab. 2.2. Průměry druhů z rychlostí lovu

kód	druh	průměr	N
1	<i>Epicrates inornatus</i>	0,00	3
2	<i>Epicrates angulifer</i>	0,01	79
5	<i>Epicrates subflavus</i>	0,00	21
7	<i>Eunectes notaeus</i>	0,33	15
9	<i>E.c. maurus-obyčejní</i>	0,32	64
10	<i>E.c.m.-Venezuela</i>	0,01	36
11	<i>Boa c. constrictor</i>	0,00	21
12	<i>Boa c. imperator</i>	0,12	33
13	<i>Boa c. occidentalis</i>	0,42	4
14	<i>Acrantophis dumerili</i>	0,00	1
16	<i>Corallus hortulanus</i>	0,06	2
18	<i>Candoia carinata paulsoni*</i>	0,78	1

*Jednalo se o průměr jen z pěti pozorování, uvádím jí jen pro úplnost

Rozdíl mezi druhy vyšel průkazně ($p=0,000$, příloha 7).

Graf 2.15. Průměrné rychlosti lovu za jednotlivé druhy



Kódy druhů viz. tab. 2.2.

Od nuly (reprezentované druhem *Boa c. constrictor*) se významně liší pouze anakonda *Eunectes notaeus* (kód 7) a *Boa c. imperator* (kód 12). Rozdíl mezi nimi je nepříkázny (příloha 7).

Druhy *Boa c. occidentalis* (kód 13), *Corallus hortulanus* (kód 16) a *Candoia carinata paulsoni* (kód 18) nebyly zahrnuty do analýzy kvůli malému N.

2.2.2. Věk 5-24 měsíců

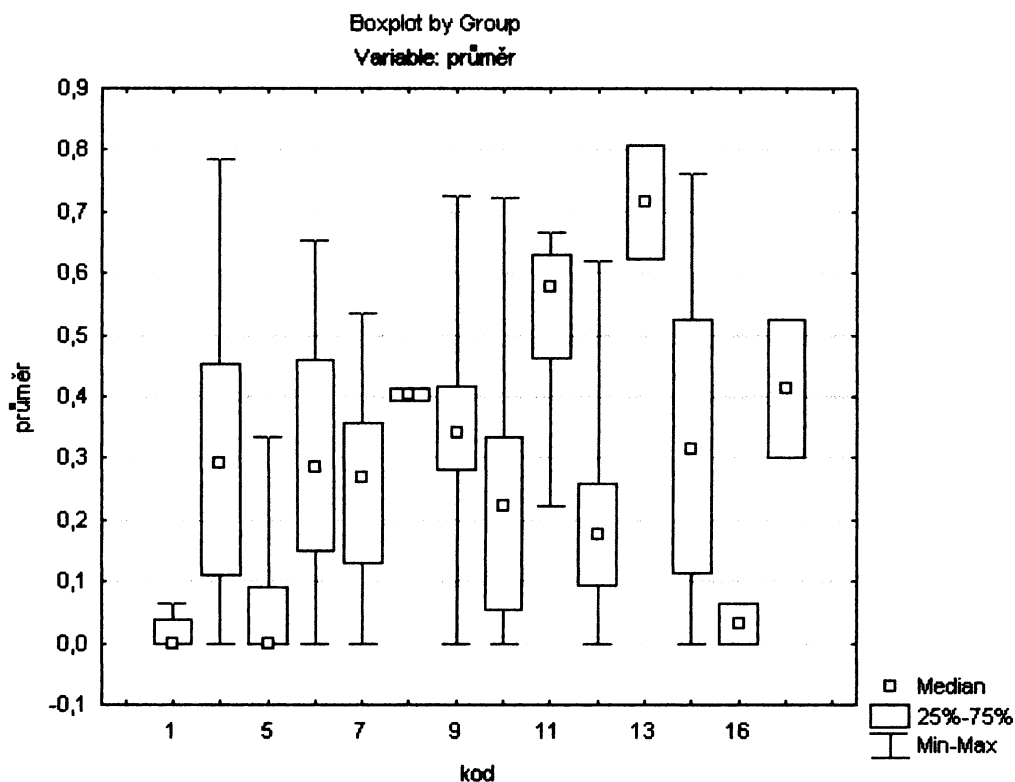
Tab. 2.3. Průměry druhů z rychlostí lovu

kód	druh	průměr	N
1	<i>Epicrates inornatus</i>	0,02	15
2	<i>Epicrates angulifer</i>	0,29	124
5	<i>Epicrates subflavus</i>	0,06	39
6	<i>Epicrates striatus</i>	0,29	23
7	<i>Eunectes notaeus</i>	0,26	16
8	<i>Eunectes murinus</i>	0,40	2
9	<i>E.c. maurus</i> -obyčejní	0,34	54
10	<i>E.c.m.</i> -Venezuela	0,24	17
11	<i>Boa c. constrictor</i>	0,53	18
12	<i>Boa c. imperator</i>	0,20	45
13	<i>Boa c. occidentalis</i>	0,72	2
14	<i>Acrantophis dumerili</i>	0,32	19
16	<i>Corallus hortulanus</i>	0,03	2
17	<i>C. ruschenbergerii</i> *	0,41	2

*Psohlavci *Corallus ruschenbergeri* jsou starší než je uvedené věkové rozmezí, ale z grafu 2.14. i z připojené GLZ analýzy vyplývá, že u tohoto druhu nemá věk na toto chování vliv.

Rozdíl mezi druhy vyšel průkazný ($p=0,000$, příloha 7)

Graf 2.16. Průměrné rychlosti lovu za jednotlivé druhy



Kódy druhů viz. tab. 2.3.

Druhy *Eunectes murinus* (kód 8), *Boa c. occidentalis* (kód 13) a oba druhy psohlavců (*C. hortulanus*, kód 16 a *C. ruschenbergerii*, kód 17) byly vyloučeny z následující analýzy kvůli příliš malému N.

Nejrychlejším lovcem je *Boa c. constrictor* (kód 11).

Z ostatních druhů jsou signifikantně nejpomalejší druhy *Epicrates inornatus* (kód 1) a *E. subflavus* (kód 5).

Zbýlé druhy mají rychlost lovu podobnou, rozdíly mezi nimi nevyšly průkazně (příloha 7).

3. Srovnání antipredačního a potravního chování

Použitou statistickou metodou je Spearmanova korelace, jsou zahrnuty pouze druhy, kde počet jedinců je alespoň 15.

3.1. Vnitrodruhové korelace

Jedná se o korelace různých antipredačních strategií spolu s rychlostí lovu a přírůstkem (Šimková 2007), váhou při narození a váhou v jednom roce, a to v rámci daných věkových skupin i mezi nimi. Všechny provedené korelace se nacházejí v příloze 8.

I. *Epicrates inornatus* (hroznýšovec portorický)

Tento druh vykazuje jedinou antipredační strategii (kousání a útočení) pouze v rámci starší skupiny, podobně nenulové rychlosti lovu se nacházejí také pouze ve starší skupině.

Kladně vychází korelace mezi:

kousáním a rychlostí lovu ($r=0,51$, $p=0,049$, $N=15$)

II. *Epicrates angulifer* (hroznýšovec kubánský)

U mláďat do čtyř měsíců nejsou zahrnuty rychlosti lovu, protože se tam vyskytují pouze nulové hodnoty.

Kladně vychází korelace mezi:

kousání do 4měs. a syčení do 4měs. ($r=0,53$, $p=0,003$, $N=29$)

kousání 5-24měs a syčení 5-24měs. ($r=0,53$, $p=0,003$, $N=29$)

kousání do 4měs. a totéž 5-24měs ($r=0,69$, $p=0,00003$, $N=29$)

syčení do 4měs. a kousání 5-24měs ($r=0,44$, $p=0,02$, $N=29$)

repelence a defekace do 4měs. a totéž 5-24měs ($r=0,5$, $p=0,006$, $N=29$)

rychlost lovu 5-24měs. a konverze ($r=0,6$, $p=0,002$, $N=23$)

Záporně vychází korelace mezi:

kousání do 4měs a váha při narození ($r=-0,56$, $p=0,002$, $N=29$)

kousání do 4měs. a váha v roce ($r=-0,75$, $p=0,000003$, $N=29$)

syčení do 4měs. a váha v roce ($r=-0,39$, $p=0,03$, $N=29$)

syčení do 4měs. a rychlost lovu 5-24měs. ($r=-0,55$, $p=0,003$, $N=28$)

syčení do 4měs. a konverze ($r=-0,43$, $p=0,04$, $N=23$)

kousání 5-24měs. a váha v roce ($r=-0,42$, $p=0,02$, $N=29$)

repelence a defekace do 4měs. a konverze ($r=-0,54$, $p=0,007$, $N=23$)

rychlost lovu do 4měs. a totéž 5-24měs. ($r=-0,41$, $p=0,04$, $N=25$)

III. *Epicrates subflavus* (hroznýšovec jamajský)

V rámci první věkové kategorie nesycí.

Kladně vychází korelace mezi:

kousání do 4měs a totéž 5-24měs. ($r=0,29$, $p=0,04$, $N=47$)

defekace a repelence do 4měs a syčení 5-24měs. ($r=0,32$, $p=0,03$, $N=47$)

defekace a repelence 5-24měs a syčení 5-24měs. ($r=0,29$, $p=0,047$, $N=47$)

kousání 5-24měs. a syčení 5-24měs. ($r=0,32$, $p=0,03$, $N=47$)

syčení 5-24měs. a váha v roce ($r=0,34$, $p=0,04$, $N=36$)

defekace a repelence 5-24měs a váha v roce ($r=0,39$, $p=0,02$, $N=36$)

Záporně vychází korelace mezi:

rychlost lovu 5-24měs. a váha v roce ($r=0,63$, $p=0,00006$, $N=34$)

IV. *Epicrates striatus* (hroznýšovec bahamský)

V rámci první věkové skupiny se neobjevila žádná z antipredačních strategií ani rychlost lovu (nepřijímali potravu samostatně).

Záporně vychází korelace mezi:

rychlost lovu 5-24měs a váha při narození ($r=-0,47$, $p=0,02$, $N=24$)

V. *Eunectes notaeus* (anakonda žlutá)

Jediná antipredační strategie je kousání a útočení.

Kladně vychází korelace mezi:

rychlost lovu do 4měs. a totéž 5-24měs. ($r=0,53$, $p=0,03$, $N=16$)

rychlost lovu do 4měs. a váha v roce ($r=0,74$, $p=0,001$, $N=16$)

rychlost lovu 5-24měs. a váha v roce ($r=0,63$, $p=0,009$, $N=16$)

Záporně vychází korelace mezi:

kousání do 4měs. a rychlost lovu 5-24měs. ($r=-0,67$, $p=0,004$, $N=16$)

VI. *Epicrates cenchria maurus* -“obyčejní“ (hroznýšovec duhový)

Také používají jen útočení a kousání.

Kladně vychází korelace mezi:

kousání do 4měs. a totéž 5-24měs. ($r=0,48$, $p=0,0002$, $N=56$)

kousání do 4měs. a konverze ($r=0,44$, $p=0,007$, $N=37$)

rychlost lovu do 4měs. a váha při narození ($r=0,49$, $p=0,0001$, $N=56$)

rychlost lovu do 4měs. a váha v roce ($r=0,3$, $p=0,03$, $N=49$)

rychlost lovu 5-24měs. a konverze ($r=0,59$, $p=0,0001$, $N=37$)

Záporně vychází korelace mezi:

kousání do 4měs a rychlost lovu do 4měs. ($r=-0,26$, $p=0,049$, $N=56$)

rychlost lovu do 4měs. a konverze ($r=-0,37$, $p=0,03$, $N=37$)

VII. *Epicrates cenchria maurus* – Venezuela (hroznýšovec duhový)

I oni používají jako jedinou antipredační strategii kousání a útočení.

Kladně vychází korelace mezi:

kousání do 4měs. a totéž 5-24měs. ($r=0,51$, $p=0,04$, $N=17$)

Záporně vychází korelace mezi:

rychlost lovu 5-24měs. a kousání 5-24měs. ($r=-0,49$, $p=0,045$, $N=17$)

VIII. *Boa c. constrictor* (hroznýš královský)

Nepoužívá defekaci a produkci repelentních látek, v rámci věkové skupiny do čtyř měsíců se rychlost lovu vždy rovnala nule.

Kladně vychází korelace mezi:

syčení do 4měs. a kousání 5-24měs. ($r=0,75$, $p=0,0005$, $N=17$)

syčení do 4měs. a totéž 5-24měs. ($r=0,74$, $p=0,0007$, $N=17$)

syčení do 4měs a váha při narození ($r=0,49$, $p=0,047$, $N=17$)

syčení 5-24měs. a kousání 5-24měs. ($r=0,74$, $p=0,0007$, $N=17$)

rychlost lovu 5-24měs. a váha v roce ($r=0,51$, $p=0,03$, $N=17$)

IX. *Boa c. imperator* (hroznýš královský)

Ani tento druh nepoužívá defekaci a produkci repelentních látek, v rámci mladší věkové skupiny ani nesyčí.

Kladně vychází korelace mezi:

kousání do 4měs. a totéž 5-24měs. ($r=0,43$, $p=0,003$, $N=46$)

kousání do 4měs. a rychlost lovu 5-24měs. ($r=0,39$, $p=0,007$, $N=46$)

kousání 5-24měs. a rychlost lovu 5-24měs. ($r=0,44$, $p=0,002$, $N=46$)

rychlost lovu do 4měs. a váha při narození ($r=0,38$, $p=0,02$, $N=40$)

rychlost lovu do 4měs. a konverze ($r=0,33$, $p=0,047$, $N=36$)

X. *Acrantophis dumerili* (hroznýšovec madagaskarský)

Antipredační chování nevykazuje žádné a ani korelace mezi rychlostí lovu a velikostí nevyšly průkazně.

4. Fylogeneze

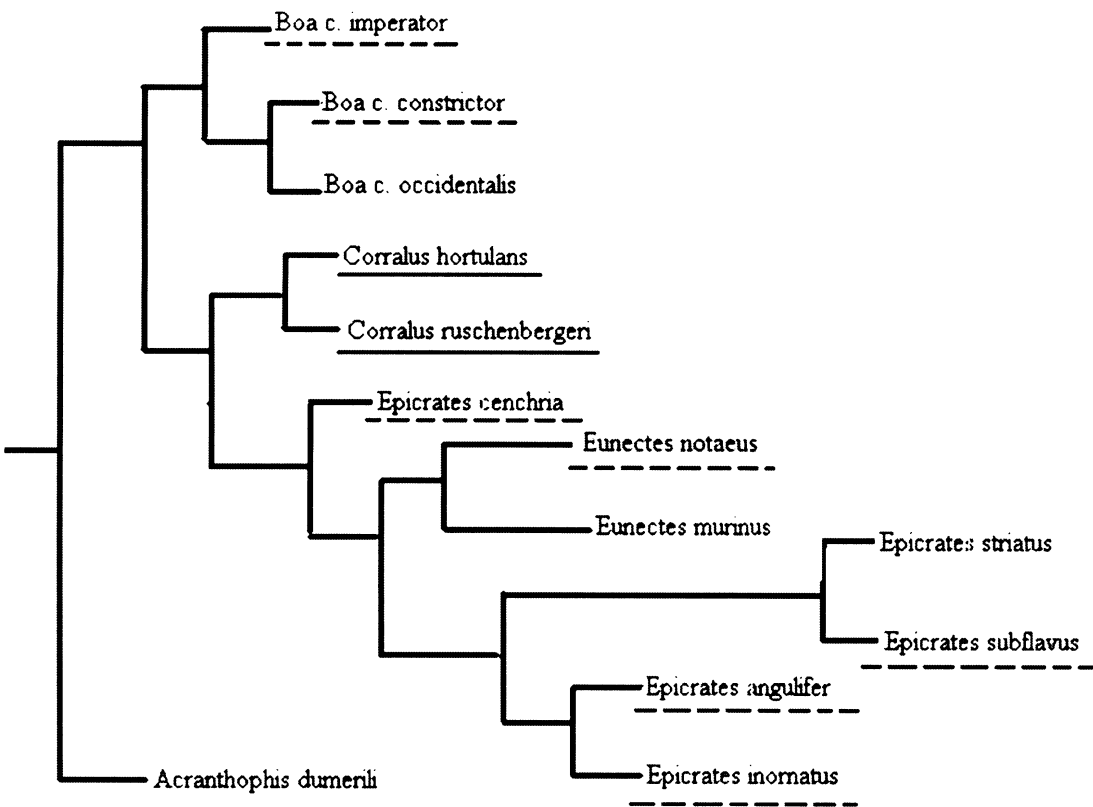
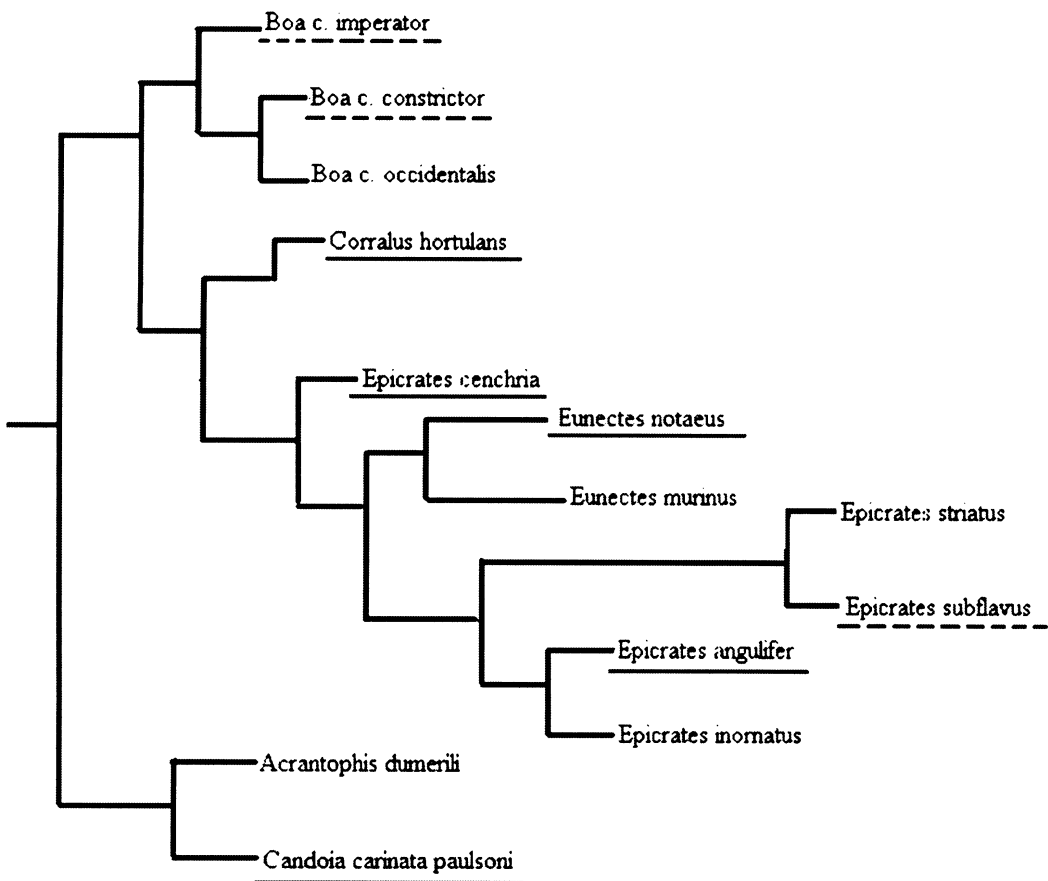
Zjištěné údaje jsou vyneseny na kladogram (podle Burbrinka 2005). Pokud je dané chování u druhu výrazné (objevuje se ve více než 10% případů), je jméno druhu podtrženo plnou čarou, pokud se chování objevuje méně často, je jméno podtrženo přerušovanou čarou.

Na dalších třech stránkách jsou vždy dva kladogramy pro uvedené antipredační chování, horní pro mladší skupinu, spodní pro starší.

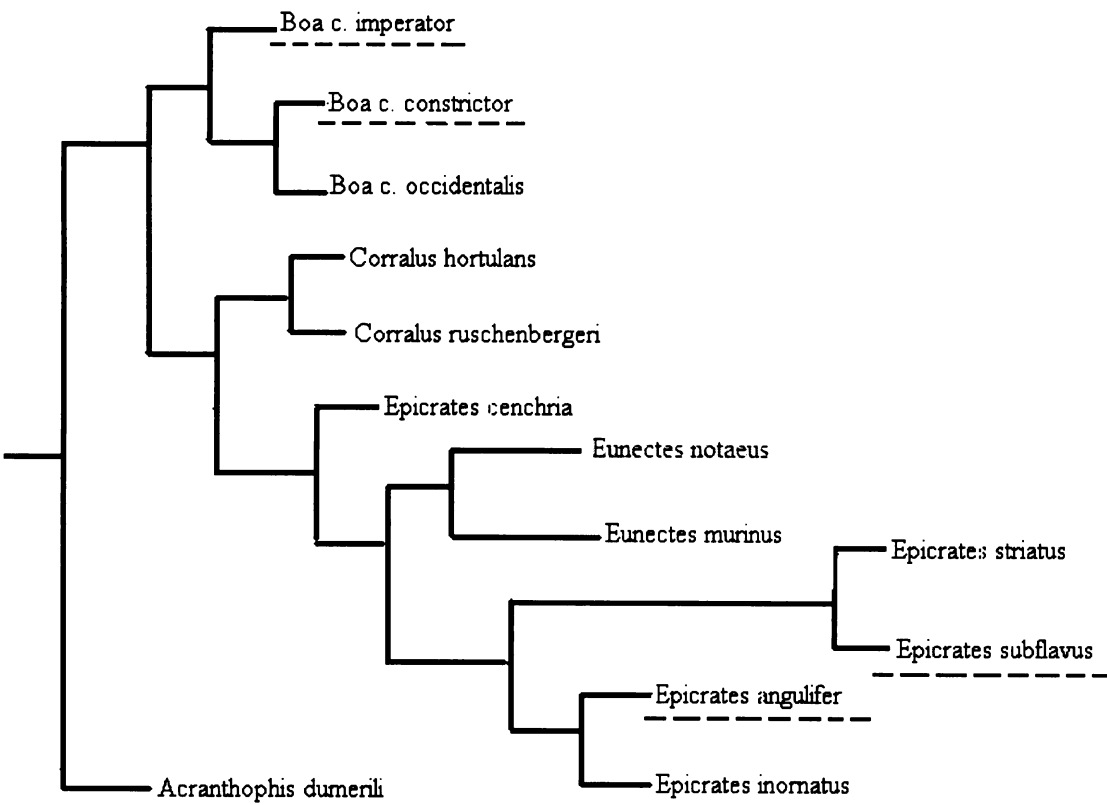
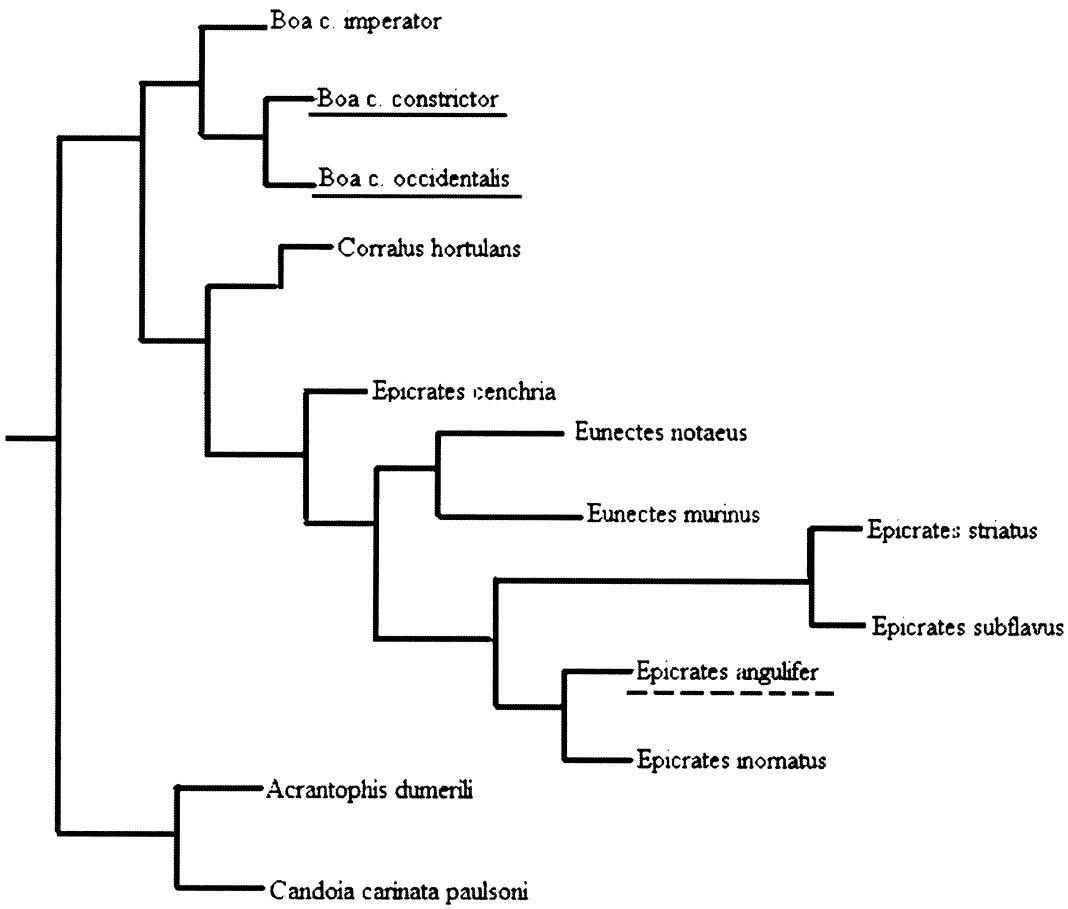
Na čtvrté stránce je totéž, týkající se rychlostí lovu (v tomto případě je daným chováním ulovení kořisti do 10 vteřin).

Pokud nejsou v kladogramu uvedeny oba typy druhu *Epicrates cenchria maurus*, znamená to, že se v daném parametru neliší.

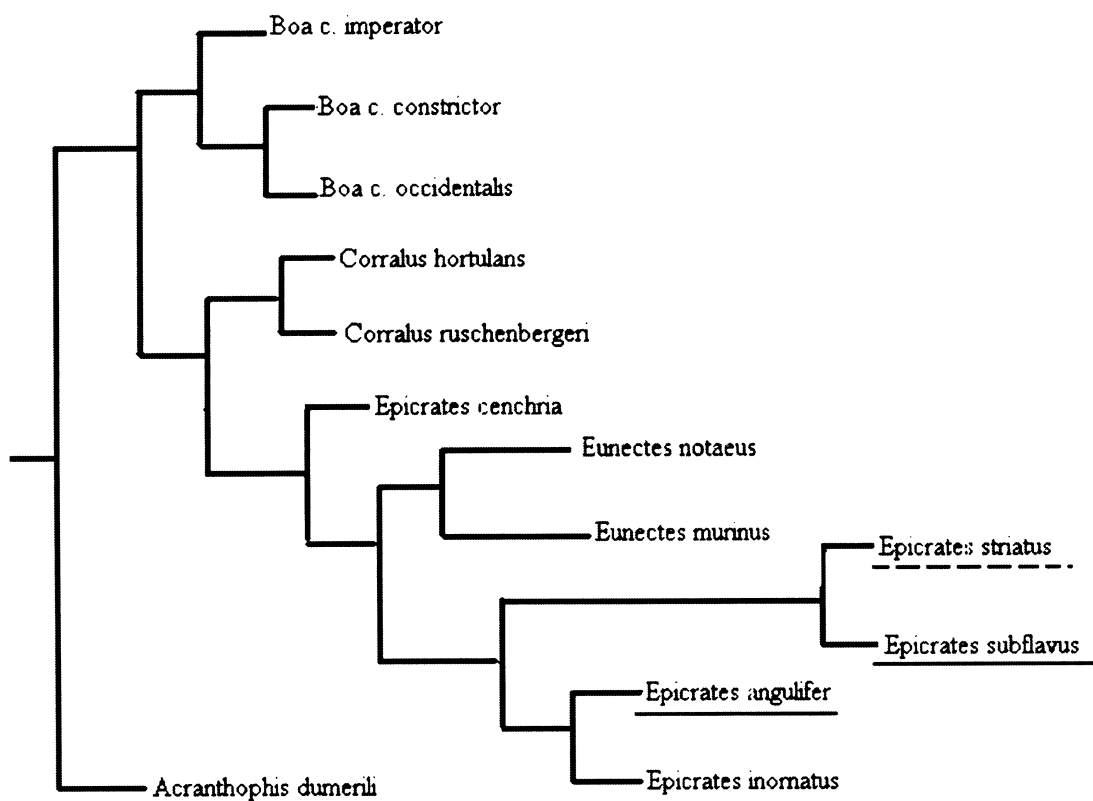
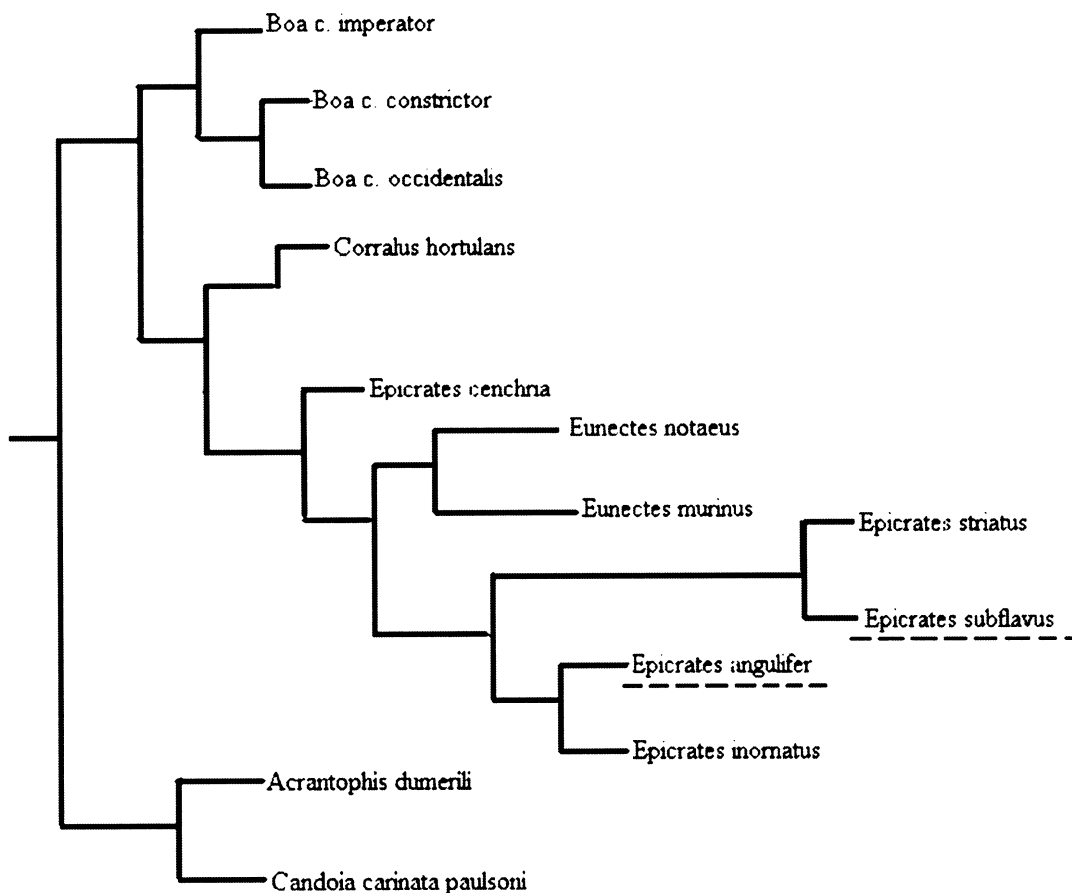
Klad.4.1. Kousání a útočení



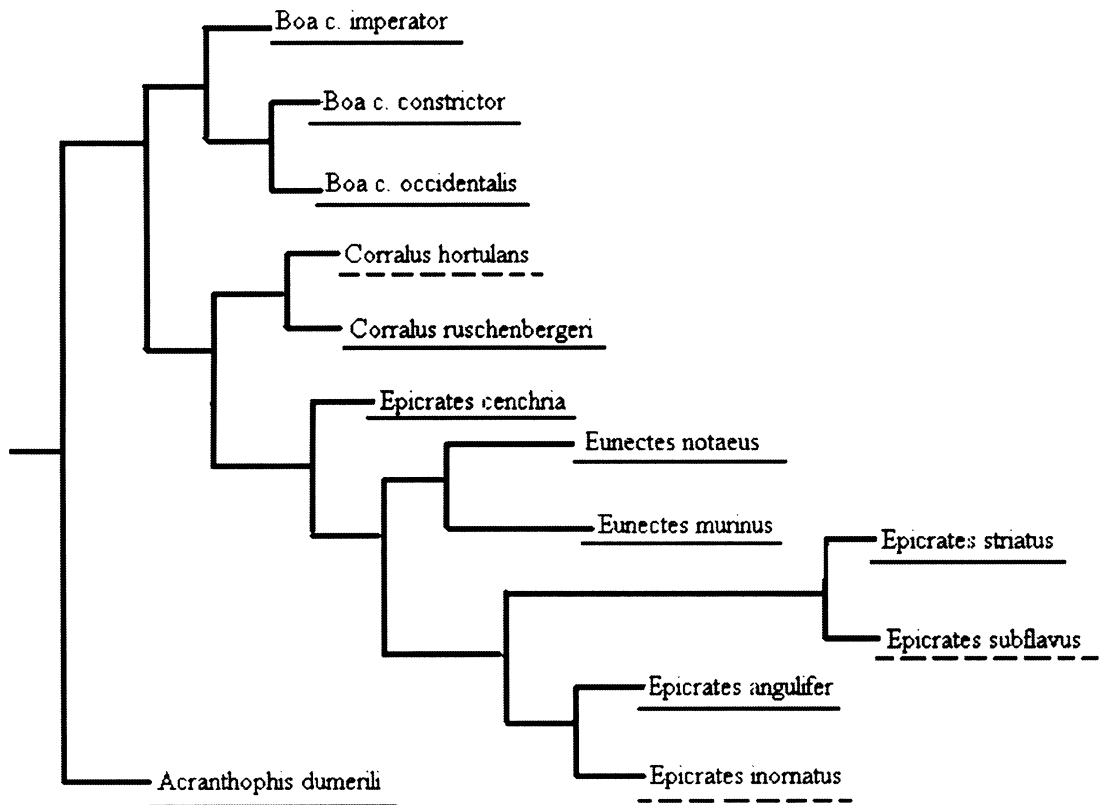
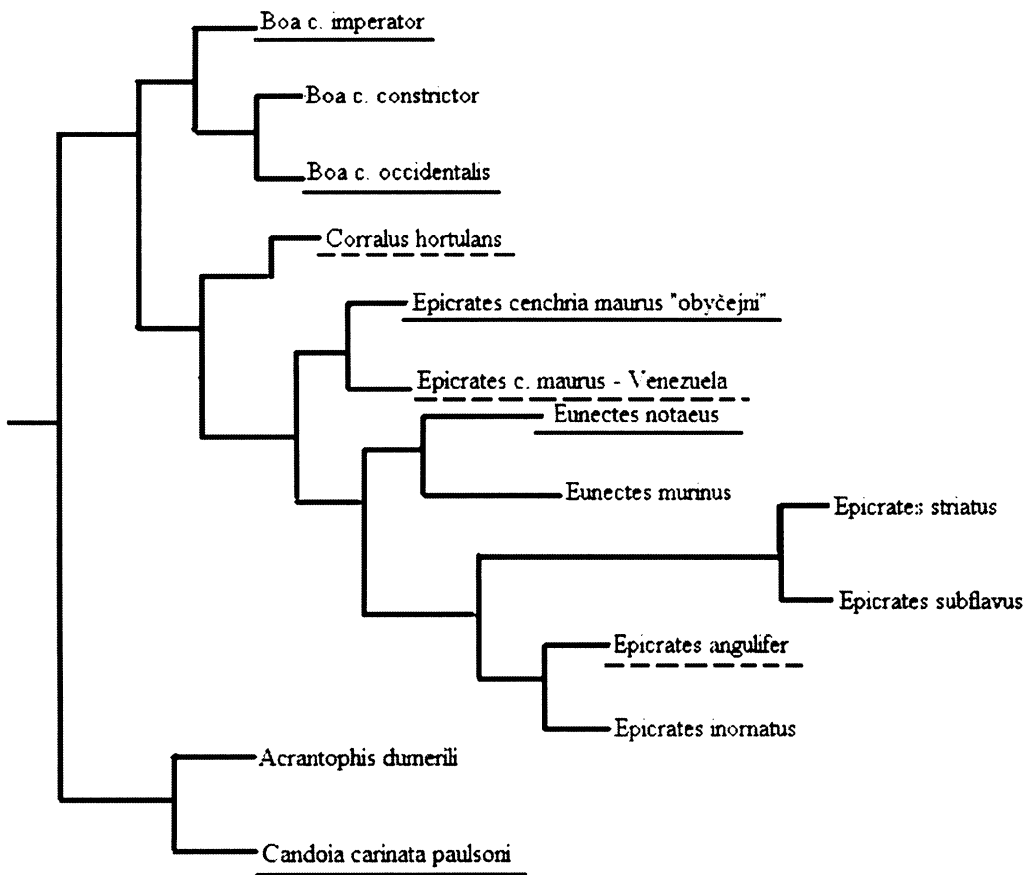
Klad.4.2. Syčeni



Klad.4.3. Repelentní látky a defekace



Klad.4.4. Rychlost lovu



Diskuze

1. Interpretace výsledků

Ukázalo se, že rozhodnout, které faktory především ovlivňují chování hadů není tak jednoduché, jak by se mohlo zdát z rozvržení úvodu. Jednotlivé prvky chování ovlivňují různé faktory, které ani nejsou konzistentní mezi druhy.

1.1. Typy antipredačního chování

První věc, které je třeba věnovat pozornost, jsou různé příčiny jednotlivých prvků chování. Syčení i kousání s útočením jsou spíše aktivní prvky, sloužící zřejmě k odehnání predátora, zatímco repelence a defekace přichází na řadu až tehdy, když je had uchopen. Tento rozdíl je patrný zejména pokud se zaměříme na typ manipulace, který vychází průkazně zpravidla pouze v případě defekace a repelence. I u skenování se podíl hadů projevujících tuto strategii zvyšuje, u dvou druhů (*Epicrates cenchria maurus* a *Eunectes notaeus*) se dokonce projevuje pouze tehdy.

Jediným druhem, který se jednoznačně odlišuje od uvedeného schématu jsou anakondy (*Eunectes notaeus*), u kterých se typ manipulace projevuje i při testech týkajících se kousání a útočení. Jedná se o výrazně vodní hady (Dirksen 2002), v tomto prostředí je tedy zřejmě efektivnější spolehnout se na kryptické zbarvení, případně útěk, o který se koneckonců při uchopení velice snaží a cokoliv jiného odložit až na dobu, kdy toto selže. U anakond *Eunectes murinus* lze očekávat podobnou závislost. Výrazná reakce na uchopení omezující je v pohybu totiž naprosto odpovídá chování anakond žlutých. Jediným rozdílem je nepřítomnost kousání, ale to je zřejmě jen zvláštnost našich dvou jedinců, obvykle je i tento druh anakond velmi kousavý (Dirksen 2002, vl. pozorování starších jedinců).

Trochu problematický může být hroznýšovec jamajský (*Epicrates subflavus*). Jedná se o velmi pasivní druh, pokud se některý jedinec rozhodne útočit (což dělají zřídka), obvykle tak činí také až po uchopení. Během vážení je bereme do ruky vždy, protože to jsou (alespoň prozatím) velice malá a křehká zvířata, žádná variabilita v manipulaci tedy nenastává. Při skenování se zvýšení intenzity kousání neobjevilo, ale je možné, že oproti běžnému brání do ruky to nepředstavuje významně větší stresový faktor. Další komplikací jsou u tohoto druhu problémy s příjmem potravy. Všichni hadi, kteří přežili do jednoho roku věku (což je v současné době) už žerou sami, ale podstatná část z nich zřejmě stále

ještě není v nejlepší kondici (bráno spíše subjektivně), tudíž je možné, že jejich chování plně neodpovídá typickému chování tohoto druhu.

1.1.1. Syčení

Interpretace distribuce syčení je poněkud složitější. Jak už bylo zmíněné v kvalitativní části výsledků, existují dva velice rozdílné typy. Syčení, které se vyskytuje u r. *Epicrates* slouží zřejmě jen jako doplnění útoku, zřídka jeho alternace. U hroznýšů (*Boa constrictor*) je spíše varováním, zřejmě něčím podobným jako chřestění u chřestýšů. Tento druh je poměrně velký a mohutný, může tedy znamenat pro potenciálního predátora ohrožení. Tuto teorii by podporoval i výskyt syčení pouze u starší věkové kategorie poddr. *Boa constrictor imperator*, průkazně vyšel i vliv hmotnosti. Odpovídá i chování během skenování, kdy se syčení nevyskytuje prakticky vůbec (jen u jediného hada poddr. *B.c. imperator*) což by se dalo vysvětlit tím, že s hadem se již manipuluje, tudíž odstrašování už postrádá smysl.

1.1.2. Kousání a útočení

Tady lze najít u většiny druhů jednoznačný vliv ontogeneze. Velmi malí hadi obvykle nekoušou (*Epicrates striatus*, *E. inornatus*), protože by tím při své velikosti pravděpodobně potenciálního predátora neodradili, zřejmě je pro ně výhodnější spolehnout se na kryptické zbarvení. *Epicrates subflavus* kouše i když je podobně malý jako výše zmíněné druhy, ale u něj se jedná spíše o reakci na uchopení.

Nicméně mlád'ata, která se rodí větší, často koušou hned od narození (*E. angulifer*, *E. notaeus*).

Zajímavé chování se vyskytuje u novorozených mlád'at *Epicrates cenchria maurus*, pouze u "obyčejného" typu a u novorozenců *E. angulifer*. Velmi krátkou dobu po porodu (cca 2-3 týdny) jsou velice útoční, zejména hroznýšovce kubánské vyprovokuje k útoku jakýkoliv pohyb v okolí terária. U hroznýšovců duhových toto chování poté téměř zcela vymizí, u hroznýšovců kubánských výrazně sníží svoji intenzitu. Hadi také začnou mířit.

Možným vysvětlením je, že mlád'ata hroznýšovce duhového se rodí malá (cca 20-25g), proto je pro ně nejlepší obrannou strategií spolehnout se na kryptické zbarvení. Pokud jsou ale ještě všechna pohromadě na místě, kde se narodila, může být 20 útočících háď'at dostatečně odstrašujících. U výrazně větších mlád'at (cca 160g) hroznýšovce kubánského může být i kousání dostatečně efektivní, a proto nevymizí úplně.

Dalším rodem, jehož příslušníci kousou vždy, bez ohledu na věk a velikost, je r. *Corallus*. Podobně jako u anakond, i tady může za podivným chováním stát ekologie tohoto rodu, jedná se totiž o výrazně stromové hady. Tomu odpovídá i jejich morfologie, jsou dlouzí a štíhlí. Typická pozice útočícího psohlavce je na větvi, držící se přibližně zadní třetinou těla, zbytek má poskládaný v “pohotovostních“ smyčkách. To znamená, že má výrazně větší dosah, než s jakým mohou počítat ostatní z námi studovaných druhů. Takže je pravděpodobné, že predátora může útočením odradit dříve, než je sám skutečně ohrožen.

Ve starší věkové skupině je agresivita u většiny druhů podobná, ale je zřejmé, že to je z různých příčin.

Pokud hadi vyrostou do velikosti, kdy je predátoři přítomní v jejich okolí nemohou ohrožit, mohli by přestat kousat úplně. Z našich výsledků tato skutečnost víceméně vyplývá, ve starší věkové kategorii většina hadů svoje aktivní defensivní chování omezila. Nejzřetelnější je to u druhu *Epicrates angulifer*. Netýká se to druhů, které byly při narození malé a nerostou příliš rychle (*Epicrates inornatus*, *E. striatus* a *E. subflavus*). Ti se právě dostávají do velikosti, kdy mohou představovat alespoň nějakou hrozbu, zároveň ale ještě nepřerostli potenciální predátory. Tyto druhy aktivní antipredační chování spíše zvýšili.

Složitější situace nastává i u hroznýše královského, u kterého antipredační aktivita také spíše vzrostla. Jelikož dospělí jedinci tohoto druhu nekoušou (jak bylo pozorováno u šesti dospělých jedinců, nezahrnutých do analýz) je možné, že naše mláďata ještě nejsou ve velikosti, kdy se necítí ohrožená.

Pokud srovnáme chování známé u dospělých, kteří nejsou zahrnuti do analýzy, ukáže se, že podstatná část druhů skutečně nekouše. U hroznýšovců r. *Epicrates* to budou všechny, s výjimkou druhu *E. inornatus*, u hroznýšů r. *Boa* kousání přestane také u obou poddruhů (*Boa c. constrictor* a *Boa c. imperator*), u kterých znám chování dospělých. Druh *Acrantophis dumerili* nekouše v žádném věku, naproti tomu anakondy (r. *Eunectes*) a psohlavci (r. *Corallus*) kousou vždy.

1.1.3. Defekace a použití repelentních látek

Schopnost použít repelentní látky se zřejmě vyskytuje u všech druhů hadů, nebo přinejmenším u většiny (Weldon a Leto 1995, Young et al. 1999). Rozdílná je ovšem ochota jednotlivých druhů tyto látky použít. Podrobnější rozbor tohoto chování je uveden dále, v rámci fylogenetických souvislostí.

1.2. Fylogenetická příbuznost antipredačního chování

Jak je zřejmé z kladogramů uvedených ve výsledcích, interpretace chování na základě fylogenetické příbuznosti je přinejmenším problematická. Liší se poddruhy (např. výskyt kousání u *Boa c. constrictor* a *B.c. occidentalis*), případně sesterské druhy (také kousání u *Epicrates inornatus* a *E. angulifer*).

U syčení je situace trochu lepší, obzvlášť vezmeme-li v úvahu naprosto odlišnou povahu syčení u hroznýše královského a hroznýšovců r. *Epicrates*. U nich se syčení objevuje u druhů *E. angulifer* a *E. subflavus*, z literatury je známé i u druhu *E. inornatus* (Grant 1933). U r. *Boa* se syčení vyskytuje u všech tří sledovaných poddruhů.

Jediné chování, u kterého je fylogenetická závislost zřejmá, je defekace a použití repelentních látek. Tuto strategii poměrně běžně používají tři ze čtyř námi studovaných ostrovních hroznýšovců (*E. angulifer*, *E. subflavus* a *E. striatus*). Z literatury je toto chování známé i u druhu *E. monensis* (Nellis et al. 1983) a *E. inornatus* (Tolson 1987). Je možné, že se naši hroznýšovci portoričtí ještě necítili natolik ohroženi, aby tuto strategii použili, další možností je, že raději používají útočení a kousání, které se u nich vyskytuje častěji než u ostatních ostrovních druhů (v dospělém věku).

Podobně i příbuzné kontinentální druhy (*Epicrates cenchria maurus* a *Eunectes notaeus*) toto chování používají, dojde-li k dostatečně silnému podnětu (skenování).

Produkce repelentních látek se vyskytuje i u poměrně vzdáleně příbuzného hroznýšovce *Acrantophis dumerili* (Burbrink 2005), opět pouze při skenování, ale jejich produkovaná repelentní substance je odlišná od látky používané druhy r. *Epicrates*. U nich je látka u všech druhů poměrně podobná, rozdíly se dají nalézt při podrobnější analýze (Tolson 1987), zejména mezi ostrovními a pevninskými druhy, ale při pouhém pohledu (a podle čichu) se významně neliší. Jedná se o bílou, případně lehce načervenalou nebo našedlou mazlavou substanci s pronikavým charakteristickým zápachem. U hroznýšovců madagaskarských (*Acrantophis dumerili*) jde o tmavohnědou až černou látku vodnaté konsistence, jejíž zápach je sice také velmi pronikavý a nepříjemný, ale naprosto jiný. Tolson (1987) vyslovil teorii, že je možné, že konkrétní složení repelentní látky odpovídá určitému predátorovi, proto by druhy vystavené stejnému predátorovi mohly mít složení této látky podobné. *Acrantophis* žijící na Madagaskaru je vystaven zcela odlišným predátorům (jako je fosa *Cryptoprocta ferox* – Sommer 1996) než Antilské druhy, odlišnost jeho sekretu tedy odpovídá této teorii.

1.3. Potravní chování

Z výsledků je zřejmé, že starší hadi loví rychleji, případně srovnatelně rychle, u všech námi studovaných druhů. Hlavním důvodem bude pravděpodobně zkušenost, u některých druhů (zejména ostrovních druhů r. *Epicrates*) i to, že hadi, kteří měli v nižším věku problémy s příjmem potravy je buď vyřešili, nebo zemřeli. Vliv věku je výraznější než jakákoliv fylogenetická příbuznost patrná z kladogramu 4.4. (ve výsledcích).

Nejvýraznější podobnost lze najít u ostrovních druhů r. *Epicrates*, obzvlášť pokud se nezaměříme jen na naměřené rychlosti lovu. Mlád'ata druhů *E. striatus*, *E. inornatus* a *E. subflavus* si jsou velice podobná. V mladší věkové kategorii se rychlost lovu rovná buď nule, nebo neloví vůbec (*E. striatus*), i oba další druhy které by zřejmě měly žrát teplokrevnou kořist (Nellis et al. 1983) mívají s jejím příjmem problémy, často se vyskytují jedinci, kteří odmítají krmení. V literatuře (Nellis et al. 1983, Wiley 2003, Reagan 1984, Tole 2006) bývá zmiňována jen potrava dospělých jedinců, je tedy možné, že mlád'ata by raději žrala něco jiného. My jsme u obou těchto druhů nepozorovaly žádné výrazné odmítání určité kořisti, podobné jako u *E. striatus*. Zejména *E. subflavus* žere srovnatelně všechny typy kořisti které jsme zkoušely (myšata, kuřecí maso, maso z leguána).

Odlišný je jen *Epicrates angulifer*. U něj ale vše nasvědčuje tomu, že mlád'ata se jednoduše rodí ve vyšším stupni vývoje. Jsou větší (cca 160g oproti 15-20g) a ve vrhu jich bývá méně (cca 5, výjimečně víc než 10 oproti cca 20-30 ml. u ostatních druhů). Jsou tedy plně schopni žrát větší savce (jako je dospělá myš).

1.4. Korelace antipredačního a potravního chování

Podle korelací, které vyšly průkazně (kapitola 3.1.), lze vysledovat několik společných jevů.

Jedním z nich je souvislost mezi aktivním antipredačním chováním (kousání s útočením, případně syčení) mladší a starší věkové skupiny, z čehož vyplývá i existence určité personality. To poměrně dobře souhlasí i s výsledky testování vlivu jedince pomocí Chí-kvadrátu, které vyšly vesměs také průkazně. Podobně konsistentní výsledky v testech týkajících se antipredačního chování byly zjištěny i u užovek (*Thamnophis sirtalis* – Garland Jr. 1988, *T. radix* – Arnold a Bennet 1984).

U druhů, u kterých se vyskytuje ve větší míře defekace a použití repelentních látek (*Epicrates angulifer* a *E. subflavus*) je patrná stejná souvislost mezi chováním mladších a starších hadů.

Nejzajímavějším výstupem tohoto testu je patrná existence dvou typů chování.

1.4.1. Pomalý vs. rychlý typ chování

Prvním z nich je aktivnější chování u hadů v lepší kondici. Odpovídá si rychlý lov s výraznějším antipredačním chováním a vyšší hmotností, případně lepším přírůskem.

Tato strategie se zřejmě vyskytuje u hroznýšovce *Epicrates inornatus*. U něj vyšla průkazně jen vyšší rychlost lovu korelující s výraznějším kousáním. U mlád'at v nižší věkové kategorii se ale kousání nevyskytuje vůbec, stejně jako nenulová rychlost lovu a někteří hadi mívají problémy s příjmem potravy. Lze tedy říct, že s věkem se nejen hadi začali chovat aktivněji, ale zlepšila se i jejich celková kondice.

Dalším druhem je *Epicrates striatus*. Této teorie se sice netýká žádná ze spočítaných korelací, ale celková situace je u něj víceméně podobná druhu *Epicrates inornatus*. Kondice se u něj začala výrazně zlepšovat až po prvním roce života, tedy v době, kdy začali žrát samostatně. Až ve starší věkové kategorii také začali projevovali antipredační strategie, i když v poměrně malé míře.

I *Epicrates subflavus* spadá do této skupiny. U něj si odpovídají výraznější antipredační strategie v obou věkových skupinách a hadi s výraznějším antipredačním chováním jsou těžší ve věku jednoho roku – tj. pravděpodobně žerou déle samostatně, tím pádem jsou v lepší kondici. Zdá se, že tuto teorii naopak nepodporuje souvislost s rychlejším lovem v rámci starší skupiny a nízkou váhou v roce, ale není to tak jednoduché. Hadi kteří dlouho nežerou se totiž často po určité době “rozhodnou“, že nakonec přeci jen nechtějí zemřít a začnou lovit kořist zpravidla rychleji, než jejich dobře žeroucí sourozenci. Občas jsou už natolik zesláblí, že jejich metabolismus už zřejmě nefunguje správně, hadi nepřibírají na váze a po čase stejně zemřou, ale obvykle se spíše zotaví a přežijí. Tento pokles na nízkou hmotnost následovaný velmi rychlým lovem jsme pozorovaly u různých druhů, jako *Boa c. imperator*, *E. cenchria maurus* – oba typy a samozřejmě (a často) u druhu *E. subflavus*. Pokud by se udělala podobná korelace rychlosti lovu a váhy např. v dvou nebo třech letech, tato souvislost by pravděpodobně vůbec nebyla patrná.

Dalším druhem z této skupiny je *Epicrates cenchria maurus*, a to “obyčejný“ typ. U něj si odpovídá kousání u malých a velkých, výraznější kousání malých a lepší konverze a rychlý lov velkých spolu s lepší konverzí. Rychlý lov malých odpovídá horší konverzi, ale to by mohlo být spíš tím, že rychlý lov malých odpovídá také větší velikosti při narození a v roce. Právě tento druh byl často krměn tak, že všichni jedinci ve vrhu dostávali potravu

stejné velikosti, bez ohledu na jejich váhu. Rychleji lovící a větší hadi tudíž mohli být krmeni relativně menší kořistí a jejich konverze proto nemusela být tak efektivní.

Do první skupiny spadá i *Boa c. imperator*, a to zcela jednoznačně. U něj jsou spolu souvisí výraznější antipredační chování, rychlost lovu, váha při narození a konverze. Dalo by se tedy říct, že při narození velcí hadi budou aktivní a budou dobře prospívat.

Boa c. constrictor zřejmě také sleduje tuto strategii, odpovídá si antipredační chování v mladší i starší věkové kategorii, syčení je korelováno s vyšší hmotností při narození. Žádná korelace spojující antipredační chování s rychlostí lovu (který souvisí s vyšší váhou v roce) ale průkazně nevyšla.

1.4.2. Antipredační chování vs. rychlost lovu a růst

V tomto případě zřejmě antipredační chování hady vysiluje a zdržuje od lovu. Agresivnější jsou malí hadi, kteří pomaleji loví a hůř rostou.

Do této skupiny největší z hroznýšovců *Epicrates angulifer*. U něj si odpovídá antipredační chování v mladší i starší věkové kategorii, výrazné antipredační chování a horší růst a rychlost lovu u starší skupiny a lepší přírůstek. Zajímavé je, že si odpovídá i vyšší rychlost lovu u mladších hadů a pomalejší lov u starších a taky výraznější syčení u malých a pomalejší lov u starších. Jakoby hadi, kteří jsou aktivnější jako malí (rychleji loví a víc syčí) zároveň hůř rostli a pomaleji lovíli jako starší.

Dalším druhem patřícím do této skupiny je i anakonda žlutá (*Eunectes notaeus*). U ní je situace zcela jednoznačná. Hadi kteří víc koušou pomaleji loví a mají nižší váhu v roce.

Zajímavé je, že do této skupiny pravděpodobně spadá i druhý typ hroznýšovce duhového (*Epicrates cenchria maurus*), a to typ z Venezuely. U něj vychází kladně korelace mezi kousáním u mladší a starší skupiny a záporně korelace mezi kousáním a rychlostí lovu v rámci starší skupiny.

1.4.3. Zbytek

Posledním zbývajícím druhem, u kterého je dostatek jedinců na provedení korelací je *Acrantophis dumerili*. U něj nevyšlo průkazně vůbec nic.

1.5. Shrnutí

Nejlépeším způsobem jak lze shrnout poměrně složité a různorodé chování zkoumaných druhů je vytvoření jakýchsi skupinek, poměrně odpovídajícím jednotlivým

rodům. Do první skupiny se zařadí druh *Acrantophis dumerili*. Jeho chování neodpovídá žádnému z uvedených druhů, použití repelentních látek během skenování by mohlo souviset s tím, že se jedná o zvíře žijící na ostrově s malým počtem predátorů (jako je fosa *Cryptoprocta ferox* – Sommer 1996).

Do další skupiny patří hroznýš královský (*Boa constrictor*), a to všechny jeho podruhy. Mezi nimi se sice vyskytují určité rozdíly, zejména v ochotě přijímat potravu, ale nejsou až tak velké.

Další skupinou je r. *Corallus*. Jeho odlišnost, zejména velmi útočné chování zřejmě souvisí se zcela odlišnou ekologií.

Pak přichází na řadu rody *Eunectes* a *Epicrates*. Podle Burbrinka (2005) jsou natolik příbuzné, že by měli být rodem jedním. To, co je odlišuje, by tedy měla být ekologie. V rámci této skupiny si skutečně jsou nejpodobnější ostrovní druhy, další skupinu se zcela typickým chováním ovlivněným zřejmě vodním způsobem života tvoří anakondy (r. *Eunectes*) a posledním druhem stojícím podle chování mezi nimi je *Epicrates cenchria maurus*. Je možné, že tento obtížně zařaditelný druh si zvyká na zajetí natolik dobře, že své antipredační chování plně neprojevuje.

2. Přejchod na Antily

Antilské druhy si jsou chováním i vzhledem podobné, přesto se tu nacházejí určité rozdíly.

Nejvýraznějším je větší velikost hroznýšovce kubánského (*Epicrates angulifer*), který může mít až čtyři metry (Rodríguez-Robles a Greene 1996). Má velká i mlád'ata, mohou být až desetkrát větší než mlád'ata ostatních námi zkoumaných druhů. Na Kubě žije větší množství savců než na ostatních ostrovech (Darlington 1938), tropidophisů (což jsou menší hadi č. Boidae - Schwartz 1975, Hedges a Garrido 1992, 1999, Domínguez et al. 2006, Hedges et al. 1999, 2001) a větších anolisů a chameleolisů (Brach 1976, Leal a Losos 2000, Garrido et al. 1991). Malá mlád'ata by tam tedy mohla být ve zvýšené míře ohrožena predátory jako jsou štětinatci (r. *Solenodon*) a zmiňovaní větší anolisové. Naproti tomu větší množství savčích druhů může sloužit jako potravu, vhodná pro většího hada. Hutie, které mohou vážit až 20kg (Hernandez Martínez a Pimentel Pimentel 2005), jsou zcela vhodnou potravou i pro čtyřmetrového hada. Zároveň si větší mlád'ata nemusí konkurovat s tropidophisy (Rodríguez-Robles a Greene 1996). *E. angulifer* je hodně kousavým druhem, ale jen jako mládě. Přestává kousat ve věku kolem jednoho roku, tj. ve

váze kolem 300g. Největší dostupný predátor, *Solenodon cubanus*, který je přibližně 30 cm dlouhý a váží asi 1 kg (Allen 1912), ho někdy v této velikosti pravděpodobně přestane považovat za potenciální kořist.

Další druhy r.*Epicrates* žijící na Antilách, které nemáme v péči (*Epicrates chrysogaster*, *exsul*, *fordi*, *gracilis* a *monensis* – Tolson 1987) jsou malé, pravděpodobně sekundárně prostřednictvím pedomorfózy (Rodríguez-Roblez a Greene 1996). Dorůstají jen kolem 80cm (Nellis et al. 1983, Sheplen a Schwartz 1972), i jejich mláďata jsou velice malá, vážící jen přibližně 4g (*E. fordi*, *E. gracilis* – Murphy et al. 1978). Vesměs všechny tyto druhy jsou stromové (Nellis et al. 1983, Chandler a Tolson 1990) a využívají své malé velikosti a váhy k nočnímu lezení po malých okrajových větvičkách a sbírání spících anolisů (Rodríguez-Roblez a Greene 1996). Je možné, že mláďata našich zkoumaných druhů (s výjimkou výše zmíněného hroznýšovce kubánského) se chovají podobným způsobem. Zejména *Epicrates subflavus* často leží na okraji své misky na vodu složen do podobných smyček, jaké lze pozorovat u psohlavců (r. *Corallus*), je tedy pravděpodobné, že žije alespoň částečně arborikolně.

Aby bylo možné spolehlivě srovnat tři menší antilské druhy, je potřeba počkat, než dorostou do velikosti srovnatelné s několika týdny starými hroznýšovci kubánskými (aby se odstranil vliv výrazně útočného chování, který se objevuje u novorozených mláďat tohoto druhu). Této velikosti (cca 200g) zatím dosáhlo jen několik jedinců *E. inornatus* a tři jedinci *E. striatus*. Mláďatům *E. subflavus* to bude pravděpodobně trvat ještě několik let.

Závěr

Potravní a zejména antipredační chování hadů č. Boidae je velice zajímavé a různorodé, navíc poměrně málo zkoumané. Náš soubor tvořilo 15 druhů a poddruhů jihoamerických hadů r. *Epicrates*, *Eunectes* a *Boa* spolu s r.*Acrantophis* z Madagaskaru a r.*Candoia* ze Šalamounových ostrovů.

Zkoumali jsme, jaké faktory ovlivňují tři typy antipredačního chování, a to kousání spolu s útočením, syčení a defekaci spolu s produkcí repelentních látek.

Z potravního chování jsme sledovali rychlost lovu.

Chování je nejvíc ovlivňováno ekologií jednotlivých druhů, především konkrétními predátory. Podobné prvky chování lze najít u příbuzných druhů, ale tato

podobnost nejspíš pramení z toho, že příbuzné druhy obvykle žijí v podobných podmínkách. Je patrný i vliv ontogeneze, zejména u hadů, kteří se rodí v menší velikosti.

Fylogenetický vliv byl výrazně patrný u defekace a produkce repelentních látek. Toto chování se výrazně projevuje pouze u ostrovních (antilských) druhů r. *Epicrates*, jejich pevninští příbuzní ho vykazují zřídka. Tato skupina ostrovních druhů si je podobná i v dalších faktorech, jako je potravní chování, jejich další výzkum by byl rozhodně žádoucí. Pro podrobnější srovnání druhů v rámci této skupiny je třeba počkat, dokud jedinci menších druhů (*E. inornatus*, *E. subflavus* a *E. striatus*) nedorostou do velikosti mlád'at největšího druhu (*E. angulifer*).

Seznam literatury

- Allen, J.A., Notes on *Solenodon paradoxus* Brandt, *Bulletin American Museum of Natural History*(1912)XXIV:505-517
- Arnold,S.J., Bennet,A.F., Behavioural variation in natural populations III: antipredatory displays in the garter snake (*Thamnophis radix*), *Animal behaviour*(1984)32:1108-1118
- Aubret,F.,Bonnet,X., Shine,R., Maumelat,S., Clutch size manipulation, hatching success and offspring phenotype in the ball python (*Python regius*), *Biological Journal of the Linnean Society* (2003) 78:263-272
- Bertona,M., Chiaraviglio,M., Reproductive Biology, Mating Aggregations, and Sexual Dimorphism of the Argentin Boa Constrictor (*Boa constrictor occidentalis*), *Journal of Herpetology*(2003)37/3:510-516
- Boback,S.M., A Morphometric Comparison of Island and Mainland Boas (*Boa constrictor*) in Belize, *Copeia*(2006)2:261-267
- Bonnet,X., Aubret,F., Lourdais,O., Ladyman, M., Bradshaw, D., Maumelat,S., Do ‘Quiet’ Places Make Animals Placid? Island vs. Mainland Tiger Snakes, *Ethology*(2005)111:573-592
- Bonnet,X., Naulleau,G., Catchability in snakes: consequences for estimates of breeding frequency, *Can. J. Zool.* (1996) 74:233-239
- Brach,V., Habits and Food of *Anolis equestris* in Florida, *Copeia*(1976)1:187-189
- Branch,W.R., Hemipenes of the Madagascan Boas *Acrantophis* and *Sanzinia*, with a Review of Hemipeneal Morphology in the Boinae, *Journal of Herpetology*(1981)15/1:91-99
- Brodie III,E.D., Correlational Selection for Color Pattern and Antipredator Behavior in the Garter Snake *Thamnophis ordinoides*, *Evolution*(1992)46/5:1284-1298
- Brodie III,E.D., Homogeneity of the Genetic Variance-Covariance Matrix for Antipredator Traits in Two Natural Populations of the Garter Snake *Thamnophis ordinoides*, *Evolution*(1993)47/3:844-854
- Brodie III.,E.D., Differential Avoidance of Coral Snake Banded Patterns by Free-Ranging Avian Predators in Costa Rica, *Evolution*(1993)47/1:227-235

- Brown,G.P., Shine,R., Madsen,T., Spatial ecology of slatey-grey snakes (*Stegonotus cucullatus*, Colubridae) on a tropical Australian floodplain, *Journal of Tropical Ecology* (2005) 21:605–612
- Brown,G.P., Shine,R., Reproductive ecology of a tropical natricine snake, *Tropidonophis mairii* (Colubridae), *J. Zool., Lond.* (2002) 258: 63-72
- Buden,D.V., *Monophyllus redmani* Leach (Chiroptera) from the Bahamas, with Notes on Variation in the Species, *Journal of Mammalogy*(1975)56/2:369-377
- Burbring,F.T., Inferring the phylogenetic position of *Boa constrictor* among the Boinae, *Molecular Phylogenetics and evolution* (2005) 34: 167-180
- Cano,J.H., Volpato,G., Herbal mixtures in the traditional medicine of Eastern Cuba, *Journal of Ethnopharmacology*(2004)90:293–316
- Conant,R., Observations on the Eggs and Young of the Black King Snake, *Lampropeltis getulus nigra* (Yarrow), *Copeia*(1934)4:188-189
- Creer,D.A., Correlations between Ontogenetic Change in Color Pattern and Antipredator Behavior in the Racer, *Coluber constrictor*, *Ethology*(2005)111:287-300
- Daley,L., Ortographic influences on vegetation and bioprospecting potential at the confluence of the Bayamo, Guamá and Guisa rivers, *Cuba in transition, ASCE*(2001):179-184
- Darlington Jr.,P.J., The Origin of the Fauna of the Greater Antilles, with Discussion of Dispersal of Animals Over Water and Through the Air, *The Quarterly Review of Biology*(1938)13/3:274-300
- Dirksen, L., *Anakondas: Monographische Revision der Gattung Eunectes Wagler, 1830 (Serpentes, Boidae)*, Natur und Tier - Verlag GmbH, Münster 2002
- Domínguez,M., Moreno,L.V., Hedges,S.B., A new snake of the genus *Tropidophis* (Tropidophiidae) from the Guanahacabibes Peninsula of Western Cuba, *Amphibia-Reptilia* (2006)27: 427-432
- Fearn,S., Schwarzkopf,L., Shine,R., Giant snakes in tropical forest: a field study of Australian scrub python, *Morelia kinghorni*, *Wildlife research* (2005) 32:193-201
- Fenton,M.B., Licht,L.E., Why Rattle Snake?, *Journal of Herpetology*(1990)24/3:274-279

- Garland Jr., T., Genetic Basis of Activity Metabolism. I. Inheritance of Speed, Stamina, and Antipredator Displays in the Garter Snake *Thamnophis sirtalis*, *Evolution*(1988)42/2:335-350
- Garrido, O.H., Pérez-Beato, O., Moreno, L.V., Nueva Especie de *Chamaeleolis* (Lacertilia: Iguanidae) para Cuba, *Caribbean Journal of Science*(1991)27/3-4:162-168
- Grant, C., Notes on *Epicrates inornatus* (Reinhardt), *Copeia*(1933)4:224-225
- Greene, H.W., Defensive Tail Display by Snakes and Amphisbaenians, *Journal of Herpetology*(1973)7/3:143-161
- Hardy Jr., J.D., Bat Predation by the Cuban Boa, *Epicrates angulifer* Bibron, *Copeia*(1957)2:151-152
- Harlow, P., Shine, R., Food Habits and Reproductive Biology of the Pacific Island Boas (*Candoia*), *Journal of Herpetology*(1992)26/1:60-66
- Hedges, S.B., Estrada, A.L., Díaz, L.M., New Snake (*Tropidophis*) from Western Cuba, *Copeia*(1999)2:376-381
- Hedges, S.B., Garrido, O., A New Snake of the Genus *Tropidophis* (Tropidophiidae) from Central Cuba, *Journal of Herpetology*(1999)33/3:436-441
- Hedges, S.B., Garrido, O.H., A New Species of *Tropidophis* from Cuba (Serpentes: Tropidophiidae), *Copeia*(1992)3:820-825
- Hedges, S.B., Garrido, O.H., Díaz, L.M., A New Banded Snake of the Genus *Tropidophis* (Tropidophiidae) from North-Central Cuba, *Journal of Herpetology*(2001)35/4:615-617
- Hedges, S.B., Historical biogeography of West Indian vertebrates, *Ann. Rev. Ecol. Syst.*(1996)27:163-196
- Hecht, M.K., Walters, V., Ramm, G., Observations on the Natural History of the Bahaman Pigmy Boa, *Tropidophis pardalis*, with Notes on Autohemorrhage, *Copeia*(1955)3:249-251
- Henderson, J.G., Use of the Rattles of the Rattlesnake, *The American Naturalist*(1872)6/5:260-263
- Henderson, R.W., A Taxonomic Review of the *Corallus hortulanus* Complex of Neotropical Tree Boas, *Caribbean Journal of Science*(1997)33/3-4:198-221
- Hernandez Martínez, C.F.R., Pimentel Pimentel, O., Enfermedades, parásitos y depredadores de la jutía conga (*Capromys pilorides* Say), en el macizo forestal

central de la cordillera de Guaniguanico., *Revista Electrónica de Veterinaria REDVET ISSN 1695-7504(2005)6/8*

- Houston,D., Shine,R., Low Growth Rates and Delayed Maturation in Arafura Filesnakes (Serpente: *Acrochordidae*) in Tropical Australia, *Copeia (1994) 3: 726-731*
- Chandler,C.R., Tolson,P.J., Habitat Use by a Boid Snake, *Epicrates monensis*, and its Anoline Prey, *Anolis cristatellus*, *Journal of Herpetology(1990)24/2:151-157*
- Chiaraviglio,M., Bertona,M.,Sironi,M., Lucino,S., Intrapopulation variation in life history traits of *Boa constrictor occidentalis* in Argentina, *Amphibia – Reptilia(2003)24:65-74*
- Choatae,J.R., Birney,E.C., Sub-Recent Insectivora and Chiroptera from Puerto Rico, with the Description of a New Bat of the Genus *Stenoderma*, *Journal of Mammalogy(1968)49/3:400-412*
- Keogh,J.S., DeSerto,F.P., Temperature Dependent Defensive Behavior in Three Species of North American Colubrid Snakes, *Journal of Herpetology(1994)28/2:258-261*
- Knapp,C.R., Owens,A.K., Diurnal Refugia and Novel Ecological Attributes of the Bahamian Boa, *Epicrates striatus fowleri* (Boidae), *Caribbean Journal of Science(2004)40/2:265-270*
- Kolbe,J.J., Glor,R.E., Schettino,L.R., Lara,A.C., Larson,A., Losos, J.B., Genetic variation increases during biological invasion by a Cuban lizard, *Nature(2004)431:177-181*
- Langkilde,T., Shine,R., Mason,R.T., Predatory Attacks to the Head vs. Body Modify Behavioral Responses of Garter Snakes, *Ethology(2004)110:937-947*
- Leal,M., Losos,J.B., Behavior and Ecology of the Cuban "Chipojos Bobos" *Chamaeleolis barbatus* and *C. porcus*, *Journal of Herpetology(2000)34/2:318-322*
- Lind,A.J., Welsh Jr.,H.H., Ontogenetic changes in foraging behaviour and habitat use by the Oregon garter snake, *Thamnophis atratus hydrophilus*, *Animal behaviour(1994)48:1261-1273*
- Lindell,L.E., Forsman,A., Sexual dichromatism in snakes: support for the flicker - fusion hypothesis, *Can. J. Zool. (1996) 74:2254-2256*

- Lourdais,O., Brischoux,F., DeNardo,D., Shine,R., Protein catabolism in pregnant snakes (*Epicrates cenchria maurus* Boidae) compromises musculature and performance after reproduction, *J Comp Physiol B* (2004) 174: 383–391
- Lourdais,O., Shine,R., Bonnet,X., Brischoux,F., Sex differences in body composition, performance and behaviour in the Colombian rainbow boa (*Epicrates cenchria maurus*, Boidae), *Journal of Zoology* (2005)269: 175-187
- Luiselli,L., Capula,M., Shine,R., Food habits, growth rates, and reproductive biology of grass snakes, *Natrix natrix* (Colubridae) in the Italian Alps, *J. Zool. Lond.* (1997) 241:371-380
- Luiselli,L., Capula,M., Shine,R., Reproductive output, costs of reproduction, and the ecology of the smooth snake, *Coronella austriaca*, in the eastern Italian Alps, *Oecologia* (1996)106: 100-110
- Matson,C.W., Williamson,J.E., Huebinger,R.M., Luis Jr.,E.E., Characterization of polymorphic microsatellite loci from the two endemic genera of Madagascan Boids, *Acrantophis* and *Sanzinia*, *Molecular Ecology Notes*(2001)1:41–43
- Moermond, T.C., Habitat Constraints on the Behavior, Morphology, and Community Structure of Anolis Lizards, *Ecology* (1979)60/1:152-164
- Montgomery, G.G., Rand,A.S., Movements, Body Temperature and Hunting Strategy of a *Boa constrictor*, *Copeia*(1978)3:532-533
- Moon,B.R., Muscle Physiology and the Evolution of the Rattling System in Rattlesnakes, *Journal of Herpetology*(2001)35/3:497-500
- Mori,A., Burghard,D.M., Temperature Effects on Anti-Predator Behaviour in *Rhabdophis tigrinus*, a Snake with Toxic Nuchal Glands, *Ethology*(2001)107:795-811
- Murphy,J.B., Barker,D.G., Tryon,B.W., Miscellaneous Notes on the Reproductive Biology of Reptiles. 2. Eleven Species of the Family Boidae, Genera *Candoia*, *Corallus*, *Epicrates* and *Python*, *Journal of Herpetology*(1978)12/3:385-390
- Nellis,D.W., Norton,R.L., MacLean,W.P., On the Biogeography of the Virgin Islands Boa, *Epicrates monensis granti*, *Journal of Herpetology*(1983)17/4:413-417
- Pearson,D., Shine,R., Williams,A., Spatial ecology of a threatened python (*Morelia spilota imbricata*) and the effects of anthropogenic habitat change, *Austral Ecology* (2005)30: 261–274

- Phillips,B., Shine,R., Adapting to an invasive species: Toxic cane toads induce morphological change in Australian snakes, *PNAS(2004)101/49:17150-17155*
- Plummer,M.V., Goy,J.M., Ontogenetic Dietary Shift of Water Snakes (*Nerodia rhombifera*) in a Fish Hatchery, *Copeia(1984)2:550-552*
- Plummer.M.V., Thermal Ecology of Arboreal Green Snakes (*Opheodrys aestivus*), *Journal of Herpetology(1993)27/3:254-260*
- Puente - Rolón,A.R., Bird - Picó, F.J., Foraging Behaviour, Home Range, Movements and Activity Patterns of *Epicrates inornatus* (Boidae) at Mata de Plátano Reserv in Arecibo, Puerto Rico, *Caribbean Journal of science (2004) 40(3): 343-352*
- Reagan,D.P., Ecology of the Puerto Rican boa (*Epicrates inornatus*) in the Luquillo mountains of Puerto, *Caribbean Journal of Science(1984)20/3-4:119-127*
- Reháč,I., Zkušenosti s chovem hroznýšovců *Epicrates striatus*, *Akvárium-terárium(1982)25/4:24-25*
- Rodriguez,G.A., Reagan,D.P., Bat Predation by the Puerto Rican Boa, *Epicrates inornatus*, *Copeia(1984)1:219-220*
- Rodríguez-Durán,A., Foraging Ecology of the Puerto Rican Boa (*Epicrates inornatus*): Bat Predation, Carrion Feeding, and Piracy, *Journal of Herpetology(1996)30/4:533-536*
- Rodríguez-Robles, J.A., Greene,H.W., Ecological patterns in Greater Antillean macrostomatan snake assemblages, with comments on body-size evolution in *Epicrates* (Boidae), *Contributions to herpetology (1996)12:339-357*
- Sánchez-Herrera,O., Smith.H.M., Chiszar,D., Another Suggested Case of Ophidian Deceptive Mimicry, *Transactions of the Kansas Academy of Science(1981)84/3:121-127*
- Sheplen,B.R., Schwartz,A., Hispaniolan boas of the genus *Epicrates* (Serpentes, Boidae) and their Antillean relationship, *Annals of Carnegie museum(1974)45/5:57-143*
- Shine, R., Intraspecific Variation in Thermoregulation, Movements and Habitat Use by Australian Blacksnakes, *Pseudechis porphyriacus* (Elapidae), *Journal of Herpetology(1987)21/3:165-177*

- Shine, R., Lemaster, P.L., Moore, I.T., Olsson, M.M., Mason, R.T., Bumpus in the snake den: effects of sex, size, and body condition on mortality of red sided garter snakes, *Evolution* (2001) 55/3: 598-604
- Shine, R., Natural History of Two Monotypic Snake Genera of Southwestern Australia, *Elapognathus* and *Rhinoplocephalus* (Elapidae), *Journal of Herpetology*(1986)20/3: 436-439
- Shine, R., Olsson, M.M., Lemaster, P.L., Moore, I.T., Mason, R.T., Effects of sex, body size, temperature, and location on the antipredator tactics of free-ranging gartersnakes (*Thamnophis sirtalis*, Colubridae), *Behavioral ecology*(2000)11/3:239-245
- Shine, R., Bonnet, X., Cogger, H.G., Antipredator Tactics of Amphibious Sea-Snakes (Serpentes, *Laticaudidae*), *Ethology* (2003a)109:533-542
- Shine, R., Haagner, G.V., Branch, W.R., Harlow, P.S., Webb, J.K., Natural History of the African Shieldnose Snake *Alpidelaps scutatus* (Serpentes, Elapidae), *Journal of Herpetology*(1996)30/3:361-366
- Shine, R., Harlow, P.S., Keogh, J.S., Boeadi, The influence of sex and body size on food habits of a giant tropical snake, *Python reticulatus*, *Functional ecology* (1998) 12: 248-258
- Shine, R., Phillips, B., Wayne, H., Mason, R.T., Behavioral shifts associated with reproduction in garter snakes, *Behavioral ecology*(2003b)14/2:251-256
- Shine, R., Shetty, S., The influence of natural selection and sexual selection on the tails of sea-snakes (*Laticauda colubrina*), *Biological Journal of the Linnean Society*(2001) 74:121-129
- Shivik, J.A., Clark, L., Ontogenetic Shifts in Carrion Attractiveness to Brown Tree Snakes (*Boiga irregularis*), *Journal of Herpetology*(1999)33/2:334-336
- Schwartz, A., Garrido, O.H., The status of *Anolis alutaceus clivicolus* Barbour and Shreve, *Caribbean Journal of Science*(1971)11/1-2:11-15
- Schwartz, A., Variation in the Antillean Boid Snake *Tropidophis haetianus* Cope, *Journal of Herpetology*(1975)9/3:303-311
- Sommer, S., Ecology and social structure of *Hypogeomys antimena*, an endemic rodent of the dry deciduous forest in western Madagascar, *Biogéographie de Madagascar*(1996):295-302

- Staton, M.A., Dixon, J.R., The Herpetofauna of the Central Llanos of Venezuela: Noteworthy Records, a Tentative Checklist and Ecological Notes, *Journal of Herpetology*(1977)11/1:17-24
- Sylva-Taboada, G., Koopman, K.F., Notes on the Occurrence and Ecology of *Tadarida laticaudata yucatanica* in Eastern Cuba, *American museum novitates*(1964)2184:1-6
- Šimková, O., Vznik a vývoj velikostního pohlavního dimorfismu u vybraných druhů hroznýšovitých hadů (Boidae), *Diplomová práce Př.F. UK*(2007)
- Thomas, M.E., Bats as a Food Source for *Boa constrictor*, *Journal of Herpetology*(1974)8/2:188
- Tiebout III, H.M., Caudal Luring by a Temperate Colubrid Snake, *Elaphe obsoleta*, and Its Implications for the Evolution of the Rattle among Rattlesnakes, *Journal of Herpetology*(1997)31/2:290-292
- Tole, L., Measurement and Management of Human-Induced Patterns of Forest Fragmentation: A Case Study, *Environmental Management*(2006)37/6:788–801
- Tolson, P.J., Phylogenetics of the boid snake genus *Epicrates* and Caribbean vicariance theory, *Occasional papers of the museum of zoology, The University of Michigan* (1987) 715: 1-68
- Vences, M., Glav, F., Phylogeography, systematics and conservation status of boid snakes from Madagascar (*Sanzinia* and *Acrantophis*), *Salamandra, Rheinbach*(2003)39/3-4:181-206
- Weldon, P.J., Leto, T.L., A Comparative Analysis of Proteins in the Scent Gland Secretions of Snakes, *Journal of Herpetology*(1995)29/3:474-476
- Wiley, J.W., Habitat Association, Size, Stomach Contents, and Reproductive Condition of Puerto Rican Boas (*Epicrates inornatus*), *Caribbean Journal of Science*(2003)39/2:189-194
- Woods, C.A., *Solenodon paradoxus* in Southern Haiti, *Journal of Mammalogy*(1976)57/3:591-592
- Yom-Tov, Y., Wool, D., Do the Contents of Barn Owl Pellets Accurately Represents the Proportion of Prey Species in the Field?, *The Condor*(1997)99/4:972-976
- Young, B.A., Marsit, C., Meltzer, K., Comparative Morphology of the Cloacal Scent Gland in Snakes (Serpentes: Reptilia), *The Anatomical Record*(1999)256:127–138