

Univerzita Karlova v Praze

Přírodovědecká fakulta

Katedra zoologie



Mgr. Petra Frýdlová

Ontogeneze a evoluce velikosti a pohlavní dvojtvárnosti u plazů

Ontogeny and evolution of body size and sexual size dimorphism in reptiles

Dizertační práce

Školitel: Doc. RNDr. Daniel Frynta, Ph.D.

Praha 2013

Prohlášení:

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

V Praze, 8. 7. 2013

Poděkování

Na tomto místě bych moc ráda poděkovala mému školiteli Danielu Fryntovi za obrovskou pomoc v celém průběhu mého studia a v přípravě všech manuskriptů zahrnutých v této dizertační práci. Strávili jsme dlouhé hodiny diskuzí nejen na dané téma a tyto rozhovory mi pomohly lépe pochopit obrovskou spletnost celé problematiky. Moc děkuji i za materiální zajištění celého projektu, který byl logisticky poměrně značně náročný. I jemu patří dík za možnost seznámit se s budoucími spoluautory a zajímavými lidmi v oboru. Také děkuji za důvěru, kterou ve mně vložil již v brzkém stádiu mých studií tím, že mi svěřil tak nádherné téma.

Dále bych chtěla velmi poděkovat všem spoluautorům, bez jejichž pomoci by tato práce nemohla vzniknout. Jmenovitě děkuji Petrovi a Nataše Velenským a doktoru Ivanu Rehákovvi za nabídku pracovat s jejich odchovy varanů mangrovových a možnost změřit si v Zoo Praha i jiné druhy plazů. Dále panu doktorovi Janu Hnízdovi a jeho kolegyni Lence Chylíkové z Animal Clinic za veterinární péči o zvířata a aplikaci veterinárních metod ke studiu našich varanů. A v neposlední řadě patří velký dík mým kolegyním Olze Šimkové a Veronice Cikánové za pomoc při měření, vážení, krmení a jiné manipulaci s našimi varany. Velmi také děkuji panu profesorovi Jaroslavu Smržovi za ochotné a trpělivé zaučení a poskytnutí mikroskopu Olympus Provis AX 70 a Fritzovi Rickhoffovi a Silvií Liškové za korektury anglických textů.

Za finanční podporu velmi děkuji Grantové agentuře Univerzity Karlovy, která podpořila můj projekt: Studie pohlavního dimorfismu u šupinatých plazů (Squamata) na makroevoluční úrovni (62910/2010).

Poděkování patří i všem varanům, kteří byli nuceni vydržet mé všetečné měření veškerých jejich tělesných pochodů, kdy jsem jim nenechala ani chvilku soukromí. Odměnou jim jsou snad nyní noví majitelé, kteří jim, doufám, poskytnou příjemné zázemí pro další žití.

Můj největší dík patří samozřejmě mé rodině, hlavně mému manželovi a tatínkovi, kteří mě po všech stránkách podporují v mých zájmech, a umožnili tak dokončení této práce.

Abstrakt

Skupina Varanidae je tvarově velmi uniformní, ale velikostně vykazuje obrovskou variabilitu, a to jak na fylogenetické tak i na ontogenetické úrovni. Pohlavní dvojtvárnost ve velikosti (SSD) je u varanů velmi výrazná, tato skupina je schopna velmi rychlého růstu, metabolismu a pohlavního dospívání. Na základě dat o velikosti jednotlivých druhů se mi podařilo ověřit platnost Renschova pravidla, kdy s rostoucí velikostí druhu se zvětšuje rozdíl ve velikosti samců a samic, samci jsou nápadně větším pohlavím. V dalším kroku jsem se již zaměřila na modelový druh varana mangrovového (*Varanus indicus*). Sledovala jsem velmi detailně jeho ontogenezi. Zjistila jsem, že je tento varan poměrně značně dimorfní ve velikosti a částečně i ve tvaru těla, je schopný enormně rychlého růstu a pohlavního dospívání. Oproti velikostní pohlavní dvojtvárnosti je tvarová jen slabá, avšak měřitelná v těch místech, kde byl předpokládán selekční tlak. Odběry krve sledovaly biochemické a hematologické parametry. Koncentrace biochemických parametrů poodhalily hospodaření jednotlivých pohlaví se zdroji, nákladnost růstu a reprodukce. Ačkoliv obě pohlaví produkují obdobné množství biomasy (růst samců vs. reprodukce samic), zdá se, že investice do reprodukce jsou kvalitativně náročnější. Hodnocením hematologických parametrů jsem ověřila závislost velikosti červených krvinek na velikosti těla. Práce měla za cíl osvětlit detailním studiem života jednoho druhu obecnější zákonitosti a provázanost biologických pochodů v životě celé skupiny Varanidae.

Abstract

Monitor lizards (Varanidae) are morphologically very uniform in body shape, but much diversified in body size along both phylogenetic and ontogenetic axes. A striking sexual size dimorphism exists in monitor lizards; they are capable of fast growth, metabolism and sexual maturation. I collected the data concerning body size of particular species and verified the validity of Rensch's rule, which said that there is bigger difference in body size of a conspecific male and females growing with larger body size of the species. Males are markedly bigger than females. In the next step, I focused on the model species of monitor lizards, *Varanus indicus*. I monitored its ontogeny very carefully. I found that this monitor lizard has pronounced sexual size dimorphism, but there are only small differences in body shape. It is capable of rapid growth and sexual maturation. The sexual dimorphism in body shape is only poor, but still measurable right in those places where the selection pressures were expected. Blood sampling monitored biochemical and haematological parameters. The concentrations of the biochemical parameters revealed the economy of resources of particular sexes partially, the costs of body growth and reproduction. Although both sexes produce the same amount of biomass (the body growth of males vs. the reproduction of females), it seems that the investment to the reproduction is qualitatively more expensive. The evaluation of haematological parameters revealed the size dependency of red blood cells on the body size. By the detailed study of one species of monitor lizard this work aimed to explain the general rules and interconnection of the biological processes in the life of a whole group of monitor lizards.

Obsah

1	Úvod	1
1.1	Úvod do problematiky a cíle práce.....	1
2	Výsledky práce v kontextu současného poznání	3
2.1	Mezidruhové srovnání a evoluční příčiny SSD.....	3
2.2	Ontogenetické příčiny SSD	14
2.3	Tvar těla a pohlavní dimorfismus.....	17
2.4	Hematologická data a jejich souvislost s velikostí těla	18
2.5	Poznámky k biologii varana mangrovového (<i>Varanus indicus</i>)	20
2.6	Literatura	24
3	A test of Rensch's rule in varanid lizards.....	41
4	Is body shape of mangrove-dwelling monitor lizards (<i>Varanus indicus</i> , Varanidae) sexually dimorphic?.....	56
5	Morphological characteristics of blood cells in monitor lizards: is erythrocyte size linked to actual body size?.....	68
6	Easy life of males? Indirect evidence that growth is easier than egg production in mangrove-dwelling monitor lizards (<i>Varanus indicus</i>).....	76
7	Závěr.....	104
8	Pár slov pod čarou	105
9	Příloha 1	106
10	Příloha 2	115

1 Úvod

1.1 Úvod do problematiky a cíle práce

Od narození Charlese Darwina uplynulo již více než 200 let. Jeho práce neodmyslitelně poznamenala náš pohled na život a i v současné době jsou myšlenky tohoto přírodovědce stále rozvíjeny. Obrovský pokrok v metodologii vědy, fylogenetice, laboratorních metodách a vůbec v technické vybavenosti výzkumníků umožňuje současné generaci obrovské možnosti, jak zkoumat různé okruhy nejen biologických aspektů. Jednotlivé teze Charlese Darwina jsou tak podrobeny velmi detailním analýzám a je prověřována jejich platnost. Darwinova teorie o pohlavním výběru a souvislost s pohlavní dvojtvárností se tomuto úsilí nevyhnula a bádá na ní i v dnešní době molekulárních studií mnoho úspěšných vědeckých pracovníků. Zdá se tedy, že téma pohlavního dimorfismu ještě nebylo vyčerpáno a i já mohu přispět kapkou poznání do tohoto oceánu myšlenek.

Pohlavní dvojtvárnost jsem shodou okolností začala studovat na varanech. Tato náhoda se ukázala být jako velmi šťastná. Skupina Varanidae je totiž mezi šupinatými plazy naprosto unikátní svými vlastnostmi. Ačkoliv je tato skupina tvarově velmi uniformní, existují zde obrovské velikostní rozdíly od nejmenších druhů velikosti 10 cm až po největší současně žijící šupinaté plazy, kterými jsou varani komodští. Tato skupina je do velké míry zkoumána právě kvůli variabilitě ve velikosti, která se projevuje na úrovni fylogenetické i ontogenetické. Právě k velikosti jsou vztahovány znaky morfologické, fyziologické či behaviorální. Jediná překážka ve studiu této skupiny se ukázala právě velikost komplikující jakoukoliv manipulaci s těmito zvířaty. I přes to musím konstatovat, že bych jen velmi těžko hledala podobnou modelovou skupinu plazů vhodnou ke studiu pohlavní dvojtvárnosti.

V úvodu musím podotknout, že celá práce vznikla díky spolupráci všech spoluautorů, bez nichž bych se neobešla. Právě díky různým zaměřením mých kolegů a využití jejich znalostí v oboru se mohla rozrůst do širších souvislostí a přinést tak i, doufám, zajímavější výsledky, než jsme původně očekávali. Souborem několika přístupů k dané tématice vzniká jako završení tato dizertační práce.

V první fázi jsem se snažila pochopit, jaká je distribuce pohlavního dimorfismu ve velikosti (Sexual Size Dimorphism – SSD) u varanů, jaká byla jeho evoluce a možné příčiny vzniku u skupiny Varanidae. V dalším kroku jsme se již zaměřili na studium jednoho modelového druhu varana, varana mangrovového (*Varanus indicus*). Na tomto druhu jsme

usilovali o co nejdetailnější postihnutí všech aspektů jeho biologie, od podrobného popisu ontogeneze, pohlavního dospívání, investice do růstu a rozmnožování, chování až po jeho parametry krve. To znamená, že jsme o něm chtěli vědět úplně vše a na základě toho přemýšlet, proč a jak zde vzniká pohlavní dvojtvárnost a zda lze zjištěná fakta nějakým způsobem zobecnit a aplikovat i jinde.

Cíle této práce byly:

1. Zrekonstruovat evoluci pohlavní dvojtvárnosti u skupiny Varanidae, ověřit platnost Renschova pravidla a otestovat možné příčiny vzniku SSD u této skupiny
2. Popsat tvarový pohlavní dimorfismus u varana mangrovového a osvětlit, jaké selekční tlaky mohly dimorfismus u tohoto druhu způsobit
3. Popsat investice samců a samic do růstu a reprodukce, zda se nějak kvantitativně a kvalitativně liší a proč
4. Zjistit, zda na vnitrodruhové úrovni existuje u varanů mangrovových závislost velikosti krevních buněk na velikosti těla

2 Výsledky práce v kontextu současného poznání

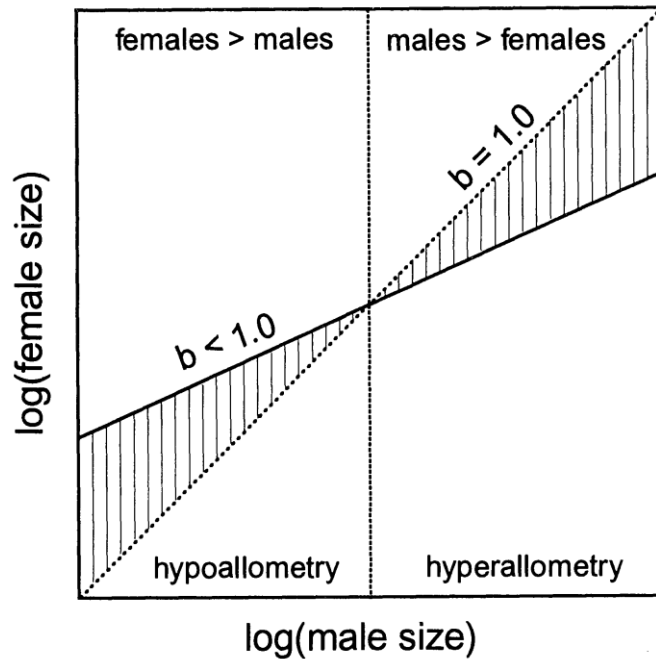
2.1 Mezidruhové srovnání a evoluční příčiny SSD

Existence samčího a samičího pohlaví s sebou nese rozdílnost v tom, jak organismus vypadá. Jednotlivá pohlaví se liší morfologicky pohlavními orgány. Téměř vždy ale existují další „sekundární“ pohlavní znaky, ve kterých se jednotlivá pohlaví odlišují, a to velikost a tvar těla, barva povrchu těla či například chování (Darwin 1871). Velikost těla je nejvíce rozšířený znak pohlavní dvojtvárnosti (Sexual Dimorphism – SD) – pohlavní dvojtvárnost ve velikosti (Sexual Size Dimorphism – SSD). O fenoménu SSD bylo již napsáno mnoho knih a popsáno mnoho stran odborných časopisů. Obrovské vědecké úsilí je i nadále věnováno snaze najít vysvětlení vzniku pohlavní dvojtvárnosti. Jaké selekční tlaky mohou způsobit, že druh, který je produktem téměř identického genomu (rozdíly jsou případně jen na pohlavních chromozomech), může vypadat v mnohých případech odlišně a lišit se svojí velikostí třeba i o mnoho řádů?

Dvě hypotézy vedou teorii o vzniku SSD v živočišné říši. Ty vycházejí především z úvahy, že samci a samice mají ve svém životě odlišné reprodukční role (Andersson 1994, Fairbairn 1997, Blanckenhorn 2005). Charles Darwin si kromě přírodního výběru správně povšimnul i výběru pohlavního (Darwin 1871), který obvykle působí na zvětšování velikosti samců. Samci větší velikosti bývají ve výhodě v boji o samice, teritoria, zdroje, jsou atraktivnější pro samice apod. Na samce působí veliký tlak, protože mají větší variabilitu v počtu potomků než samice. Naproti tomu „Big mother theory“ neboli fekunditní selekce (Darwin 1871, Fairbairn 1997) podporuje zvětšování velikosti těla samic. Větší samice je reprodukčně úspěšnější, dokáže vyprodukovat více potomků či jsou potomci větší velikosti (Shine 1988). Výše zmíněné ultimátní příčiny vzniku SSD pak doplňují možné ekologické příčiny. Ty vycházejí opět z rozdílnosti mezi samci a samicemi, všímají si rozdílných ekologických nik jednotlivých pohlaví (Slatkin 1984), například rozdílnosti ve velikosti potravy či prostoru, ve kterém se pohybují. Otázkou však nadále zůstává, zda tyto ekologické rozdílnosti jsou příčinou SSD či jeho důsledkem. Konkrétní vzhled jednotlivých pohlaví stejného druhu (tj. míra SD) je dnes považován za výsledek rovnováhy mezi pohlavním výběrem, fekunditní selekcí a přírodním výběrem (Blanckenhorn 2005).

Nehledě na to, jaké selekční tlaky působí na organismy, existuje obecné pravidlo o SSD u zvířat - Renschovo pravidlo (Abouheif & Fairbairn 1997, Rensch 1960 ex Fairbairn

1997), které předpokládá existenci hyperalometrického vztahu mezi velikostí samce a samice, a makroevoluční „pattern“ pohlavního dimorfismu tak lze vysvětlit jen evolučními změnami v samotné velikosti těla (Obr. 1). Renschovo pravidlo predikuje, že pohlavní dimorfismus ve velikosti se zvětšuje, pokud jsou samci větším pohlavím (male-biased SSD, MBSSD) a zmenšuje, když jsou samice větším pohlavím (female-biased SSD, FBSSD). Názory na to, zda je toto pravidlo obecně platné a může se plnoprávně zařadit mezi ostatní pravidla o velikosti těla (například Bergmanovo, Copeho pravidlo), se liší. Jeho platnost byla prokázána u mnoha skupin zahrnujících velkou diverzitu, a to například u členovců (Blanckenhorn et al. 2007, Serrano-Meneses et al. 2008), ryb (Young 2005), plazů (Cox et al. 2007, Stuart-Fox 2009, Frýdlová & Frynta 2010), ptáků (Székely et al. 2004, Dale et al. 2007), savců (Lindenfors et al. 2007, Polák & Frynta 2009, 2010, Frynta et al. 2012) a dokonce i u dvoudomých rostlin (Kavanagh et al. 2011). Častěji bývá platnost Renschova pravidla zjištěna u druhů s MBSSD. Webb & Freckleton (2007) hypotetizují, že Renschovo pravidlo platí jen napůl, a to v případě, že je větším pohlavím samec. Fairbairn (1997) uvádí, že toto pravidlo je obecně platné, ale nezastírá, že existují výjimky, a to především tam, kde jsou samice větším pohlavím. Pro vysvětlení Renschova pravidla je nejčastěji používána hypotéza pohlavního výběru (Dale et al. 2007), která počítá s tím, že pohlavní výběr působí přímo na změnu velikosti samců a současně s touto změnou se upravuje trochu i samičí velikost. Změna velikosti těla samice je ale evolučně více omezována v souvislosti s reprodukcí, a to jak shora z důvodu investic do reprodukce, tak i zdola z důvodu minimální možné velikosti plodu.



Obr. 1 Schématické znázornění Renschova pravidla (převzato z Webb & Freckleton 2007)

Pravděpodobně skoro u všech živočišných skupin byl pohlavní dimorfismus zkoumán, je popsán dobře jeho směr a mnohdy i konkrétní selekční tlaky za SD zodpovědné. Neexistuje však dodnes všeobecná teorie platící u všech organismů, která by jej dokázala vysvětlit. Je ale velmi pravděpodobné, že v případě tak univerzálního fenoménu existuje nějaké univerzální vysvětlení, jen je nám doposud zastřeno či se dopouštíme nějaké soustavné metodologické chyby v testování již navržených hypotéz. V následujících odstavcích bude popsán SD a jeho příčiny u jednotlivých skupin a vyplyne z toho, doufám, veliká variabilita, která se v přírodě na dané téma vyskytuje.

V živočišné říši bývá obvykle větším pohlavím samice, tento trend se vyskytuje u bezobratlých živočichů a organismů poikilotermních (ryby, obojživelníci a plazi). Naopak u ptáků a savců bývají větším pohlavím samci (Andersson 1994, Abouheif & Fairbairn 1997). Začneme-li u savců, pohlavní dvojtvárnost ve velikosti je nejnápadnější u ploutvonožců (rypouš sloní (*Mirounga leonina*) žijící v harémovém uspořádání má největší rozdíl ve velikosti mezi samcem a samicí u savců, samec je až sedmkrát větší než samice; Bininda-Edmons & Gittleman 2000, Lindenfors et al. 2002). Větší samci bývají často i u primátů a kopytníků. Na zvětšování samců působí u savců především pohlavní výběr a míra SSD nějak souvisí s reprodukčními systémy (Trivers 1972). U většiny savců je polygynie nejrozšířenější reprodukční systém (Krebs & Davis 1981). Monogamní savci (včetně lidí,

muži bývají jen o 7% větší než ženy (Gustafsson & Lindenfors 2004)) bývají monomorfní. Tam, kde se vyskytuje mezi samci boj v podobě přetlačování (kopytníci), působí pohlavní výběr na zvětšování těla. Naproti tomu při soubojích, kde se uplatňuje kousání, se velikost těla samců příliš nezvětšuje (Clutton-Brock 1983). U kopytníků navíc obvykle platí, že v otevřeném habitatu bývají dimorfní, v lese monomorfní, což souvisí s teorií o vzniku SSD u kopytníků. Jarman (1974) předpokládal, že původně žily antilopy v uzavřeném habitatu, byly monogamní a monomorfní, následně po přechodu do otevřeného habitatu se zvířata začala sdružovat do skupin, objevila se polygynie a s ní souvisel vznik SSD (fylogeneticky ověřil tuto hypotézu Pérez-Barbería et al. 2002). U savců existují i druhy, kde jsou samice o trochu větším pohlavím (Ralls 1976), například netopýři (Chiroptera, Storz et al. 2001), zajícovití (Leporidae, Griffing 1974), některé druhy hlodavců (*Glaucomys volans* – Madden 1974, *Mesocricetus auratus* – Swanson 1967, *Chinchilla laniger* – Bellamy & Weir 1972) či kosticovci (Mysticeti, Rice & Wolman 1971 ex Ralls 1976). Zajímavým příkladem FBSSD je hyena skvrnitá (*Crocuta crocuta*, East et al. 1993, Sachser et al. 1999), křeček zlatý (*Mesocricetus auratus*, Payne & Swanson 1970) a mangusta jižní (*Helogale parvula*, Rasa 1972), kde by FBSSD mohl souviset s tím, že jsou zde samice dominantním pohlavím. Renschovo pravidlo bylo u savců opakovaně zkoumáno a jeho platnost byla prokázána u některých skupin primátů (Smith & Cheverud 2002), u dvojitozubců (Diprotodontia, Lindenfors et al. 2007), u divokých i domestikovaných koz a ovcí (Caprinae, Polák & Frynta 2009), u divokého a domestikovaného skotu (Bovinae, Polák & Frynta 2010) či u domestikovaných psů (Frynta et al. 2012). Skutečnost, že Renschovo pravidlo platí i u domestikovaných zvířat (výjimkou je domestikovaný kur domácí (*Gallus gallus f. domestica*, Remeš & Székely 2010)), kde působil při výběru člověk, je kontraintuitivní. Člověk při svém výběru působil obvykle jiným směrem, než jakým jde pohlavní výběr, a to například na kvalitu masa, na produkci mléka či vajec. Z tohoto pohledu je ke zvážení, zda by měl být pohlavní výběr dominantním vysvětlením výskytu a platnosti Renschova pravidla. Renschovo pravidlo nebylo naopak prokázáno u velmi dimorfních sudokopytníků (Jarman 1983, Pérez-Barbería et al. 2002), což však může být dáno značnou heterogenitou této skupiny, variabilitou reprodukčních systémů a life-history parametrů jednotlivých kladů.

Ptáci obvykle bývají, co do velikosti, monomorfní či jsou samci větším pohlavím (Price 1984). Do značné míry to souvisí s monogamií, která je hlavně u tropických ptáků velmi rozšířená (Stutchbury & Morton 2001). Ale i monogamní ptáci mohou být dimorfní, a to často ve zbarvení peří (Kirkpatrick et al. 1990, Burns 1998). Právě barva peří (pohlavní

dichromatismus) je nejčastější forma dimorfismu u ptáků a cesta, jak ztraktivňovat samce jinak než velikostí těla (Darwin 1871, Owens & Hartley 1998). SSD se vyskytuje u ptáků s lekovým či harémovým uspořádáním, zde jsou samci větším pohlavím (Oakes 1992, Webster 1992). Výskyt o něco větších samic je znám u dravců (Accipitriformes, Falconiformes), u sov (Strigiformes) a některých druhů ze skupiny Charadriidae – vyskytují se tu vzdušné souboje samců, kde je výhodnější být malý a obratný (Andersson & Norberg 1981, Székely et al. 2004, Raihani et al. 2006, Székely et al. 2000). Zároveň by mohlo být výhodné u dravců být větším pohlavím pro samice, protože se více podílí na obraně hnízda (Mueller 1990). U druhů s revertovanou rolí pohlaví bývá také větším pohlavím samice (např. samice lyskonoha úzkozobého agresivně bojují o samce, BWPI 2006 ex Webb & Freckleton 2007; samci ostnáka afrického se věnují péči o mláďata, samice mezi sebou bojují o partnery, Clutton-Brock 2007). Renschovo pravidlo platí u kolibříků (Trochilidae, Colwell 2000), pipulek a rajek (Pipridae a Paradisaidae, Fairbairn 1997) či hrabavých ptáků (Galliformes, Abouheif & Fairbairn 1997). Naopak nebylo potvrzeno u sov (Strigiformes, Abouheif & Fairbairn 1997) či u již výše zmíněného domestikovaného kura (Remeš & Székely 2010).

U plazů bývá obvykle větším pohlavím samice. Zdá se, že na samice značně působí fekunditní selekce. Větší tendence ke zvětšování těla samic je u živorodých druhů oproti vejcorodým a také u druhů temperátních oproti jejich protějškům žijícím v tropickém prostředí (Fitch 1981). Je to dáno tím, že viviparní a temperátní plazi mají oproti svým protějškům méně příležitostí se rozmnožit.

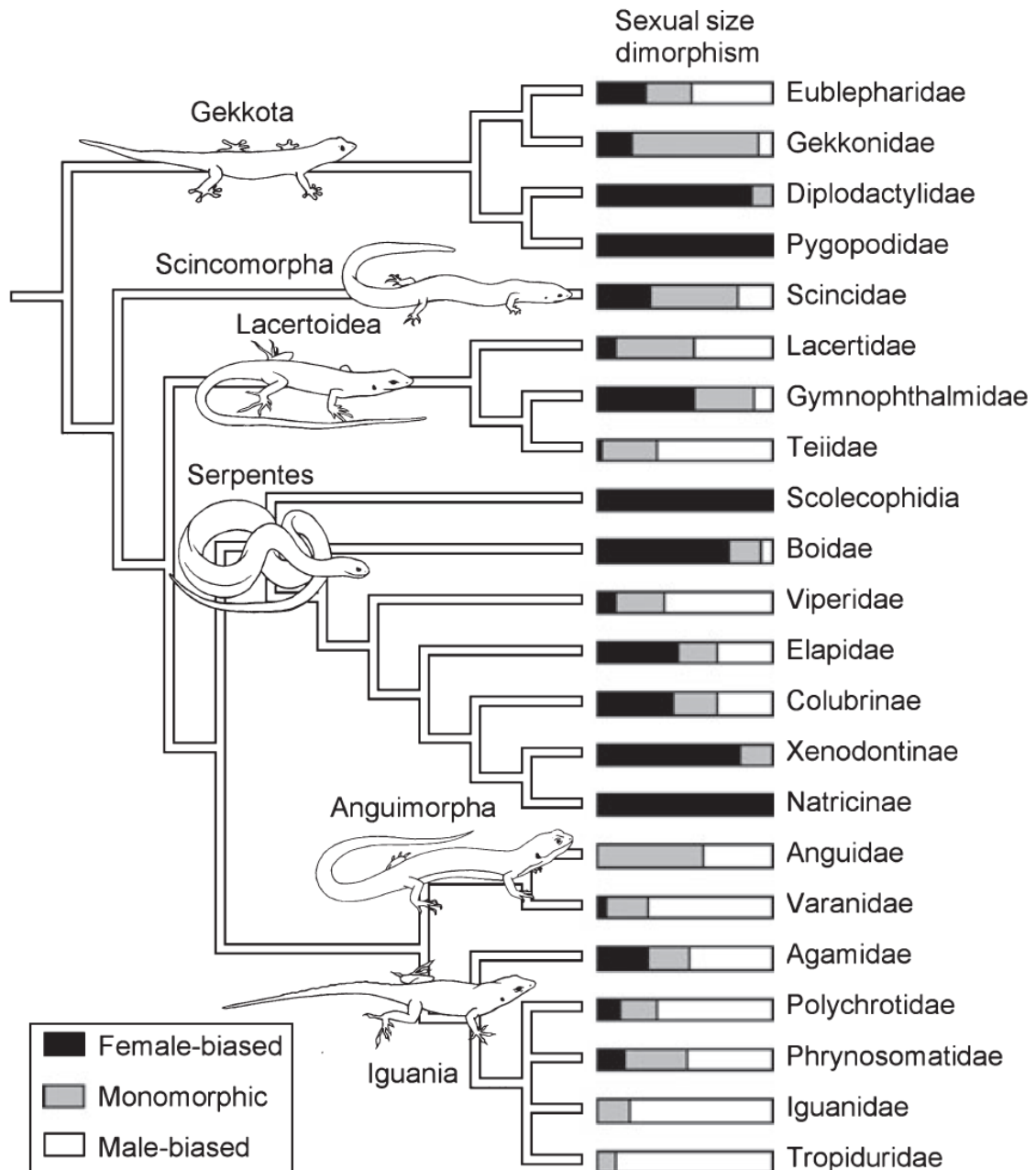
U želv je distribuce SSD do značné míry závislá na způsobu života daného druhu. Terestrické želvy (Testudinidae, Kinosternidae) a akvatické želvy pohybující se po dně mívají obvykle větší samce. Ti se mnohdy mezi sebou přetlačují v boji o samice. Naproti tomu u akvatických želv pohybujících se aktivně ve vodním sloupci bývá větším pohlavím samice (Emydidae, Geoemydidae, Trionichidae). Samci musí být při rozmnožování mrštní a pohybliví (Berry & Shine 1980). Renschovo pravidlo bylo u želv velmi prověřováno. Stephens & Wiens (2009) prokázali platnost Renschova pravidla u skupiny Emydidae jen u druhů, kde je samec větším pohlavím. Testovali zároveň základní hypotézy evoluce SSD, a to na celé skupině a pak na jednotlivých kladech. Pohlavní výběr, fekunditní selekce i ekologické příčiny přispívali ke vzniku SSD. Autoři zde na příkladu testování různě širokých skupin varují před příliš komplexními analýzami zahrnujícími velký soubor druhů. Na jednotlivé skupiny totiž působí různé selekční tlaky a v rozsáhlých analýzách heterogenních skupin se pak může platnost některých hypotéz ztrácet či mohou být dokonce

zavádějící (např. Cox et al. 2003). Renschovo pravidlo bylo testováno ještě na celé skupině želv (Chelonia, Halámková et al. 2013) a jeho platnost byla zjištěna pouze u skupiny Testudinidae. U skupiny Emydidae jsou tedy výsledky v rozporu s předchozí studií Stephense a Wiense (2009). Opět je zde poukazováno na metodologické problémy spojené s analýzou velkých skupin a na nutnost kombinovat analýzu konkrétních dat s daty vzniklými po odfiltrování fylogenetické příbuznosti, tj. nezávislé kontrasty.

U krokodýlů, kde dochází k soubojům mezi samci, bývá větším pohlavím samec (Fitch 1981). U malých druhů krokodýlů však může být samice o trochu větším pohlavím (*Alligator sinensis*, *Osteolaemus tetraspis*, Cox et al. 2007). Není mi známo, že by někdo zkoumal Renschovo pravidlo u krokodýlů.

U haterií je větším pohlavím samec (Gillingham et al. 1995, Herrel et al. 2010). Samec má také relativně větší hlavu a liší se od samic i v jejím tvaru (Herrel et al. 2009, 2010). Dimorfismus ve velikosti i tvaru hlavy u haterií souvisí s lepšími schopnostmi samců kousat svého soka (Herrel et al. 2009).

U ještěřů je směr SSD velmi nestabilní a mezi jednotlivými fylogenetickými liniemi i uvnitř nich může být větším pohlavím jak samec, tak i samice (Obr 2). U „leguání“ skupiny (Iguania, dle nové fylogeneze plazů, Wiens et al. 2012) bývá obvykle větším pohlavím samice, naopak u skupiny Anguimorpha samec. Samec bývá obvykle větším pohlavím u skupin Varanidae, Teiidae, Iguanidae, Tropicuridae, ale výskyt FBSSD je zde také běžný.



Obr. 2 Fylogenetická distribuce pohlavního dimorfismu ve velikosti napříč hlavními liniemi Squamat (převzato z Cox et al. 2009)

Tradičně bývá SSD u ještěřů vysvětlováno působením pohlavního výběru na zvětšování samců a fekunditní selekce na zvětšování samic. Pohlavní výběr v podobě samičí volby byl u plazů zdokumentován jen zřídka (Olsson & Madsen 1995, Tokarz 1995), avšak jeho výskyt je popsán (např. u scinků *Eumeces laticeps*, Cooper & Vitt 1993 a *Ameiva plei*, Censky 1997 či u leguána *Amblyrhynchus cristatus*, Vitousek et al. 2007). Běžnější je

pohlavní výběr v podobě samčí agrese, v herpetologické literatuře lze najít mnoho příkladů (Anderson & Vitt 1990, Wikelski & Trillmich 1997, Kratochvíl & Frynta 2002, Earley et al. 2002). Studie zabývající se hypotézou fekunditní selekce jsou také velmi hojné a u ještěřů se potvrzují tam, kde je velikost snůšky variabilní (Fitch 1970). Naopak tam, kde je fixní velikost snůšky, je selekce na zvětšování samic jen slabá (Fitch 1978, Vitt 1986). Výše zmíněné hypotézy dominující vysvětlování SSD u ještěřů však zpochybňuje Cox et al. (2003), který analyzoval data z literatury zahrnující 497 populací obsahujících 302 druhů ještěřů. V této studii zjistili, že teritorialita a velikost snůšky korelují s výskytem SSD, avšak dokáže vysvětlit pouze 16% jeho evolučních změn. Vnitropohlavní výběr upřednostňující velké samce a fekunditní selekce podporující zvětšování samic tedy mají vliv na pohlavní dimorfismus u plazů a mohli jej tvarovat, ale současná srovnávací data přináší pouze slabou podporu pro tuto hypotézu jako pro obecné vysvětlení pohlavního dimorfismu u ještěřů (Cox et al. 2003). To je v souladu i s naší studií na varanech (Frýdlová & Frynta 2010), kde jsme zjistili, že SSD se u varanů nedá vysvětlit pomocí tradičních hypotéz o pohlavním výběru a fekunditní selekci. Výše zmíněné opět nabádá k zohlednění nejen ultimátních, ale i proximátních příčin SSD u plazů. SSD totiž může být velmi ovlivněn například i typem habitatu a příslušným morfotypem, což bylo zcela zřetelně prokázáno u anolisů (Losos 2009).

U hadů bývá na rozdíl od ještěřů obvykle větším pohlavím samice (Boidae, Natricinae, Xenodontinae, Scolecophidia, Cox et al. 2007). Vzhledem ke tvaru těla zde na samičí pohlaví silně působí fekunditní selekce (Shine 1994). Nejlepší způsob, jak zvětšit počet svých potomků, je pro samici hada prodloužit délku svého těla, konkrétně to je část těla před ocasem. K prodlužování může docházet i zvyšováním počtu obratlů (Shine 2000). Variabilita v počtu obratlů těla a ocasu je u hadů běžná a objevuje se častěji než u jiných amniot (Head & Polly 2007). Fekunditní selekce zde má větší sílu než pohlavní výběr, ačkoliv existuje mnoho druhů hadů, kteří musí o partnera tvrdě bojovat. Pokud je větším pohlavím samec, bývá to téměř vždy spojeno s výskytem samčích soubojů (Shine 1994). Pro samce je výhodné prodlužovat délku ocasu, čehož je možné docílit také zvyšováním počtu ocasních obratlů. Samci s delším ocasem mají výhodu jak v soubojích tak i při vlastním páření (King 1989, Luiselli 1996). Do větší velikosti samci dorůstají díky intenzivnímu růstu po pohlavním dospění, který si na rozdíl od samic mohou dovolit. Samice po pohlavním dospění již alokují energii do reprodukce (Shine 1994). Existují však i případy, kdy dochází k samčím soubojům, a přesto je větším pohlavím samice (*Vipera berus*, Prestt 1971). Někdy je výhodná i strategie být malý a mrštný (Pearson et al. 2002). Navíc je pro hady značně nebezpečné zvětšovat svoji

velikost těla, protože je to spojeno se sháněním, konzumací a trávením větší potravy, což je pro hady vždy velmi nebezpečné (Rodríguez-Robles 2002). Obzvláště u samců bylo v přírodě (Feaver 1977) i v lidské péči (Crews et al. 1985) zdokumentováno, že ačkoliv mají k dispozici potravu, dobrovolně hladoví. V té souvislosti je zajímavý příklad největší geografické variability v SSD u obratlovců, a to u kobercové krajty (*Morelia spilota*). Populace samců vyskytujících se na severovýchodu areálu jsou o 10% delší a o 30% těžší než samice. Tito samci se věnují soubojům o samice. Naproti tomu na jihozápadě areálu výskytu jsou samice až dvakrát delší a dokonce desetkrát těžší než samečci. Tito samci mezi sebou nebojují a jejich trpasličí velikost souvisí s anorexií. (Pearson et al. 2002).

Platnost Renschova pravidla byla u lepidosaurních plazů prokázána především tam, kde jsou samci větším pohlavím, konkrétně u gekončků (Eublepharidae, Kratochvíl & Frynta 2002, 2006), agam, leguánů a anguidů (Agamidae, Iguanidae, Anguidae, Cox et al. 2007). U hadů bylo průkazné pouze u skupin Colubrinae a Elapidae (Cox et al. 2007), bohužel tyto autoři nezohlednili fylogenezi skupin. Naproti tomu u chameleonů rodu *Bradypodion* s FBSSD se Renschovo pravidlo nepodařilo prokázat. V naší studii, kdy jsme analyzovali SSD u varanů, (Varanidae, Frýdlova & Frynta 2010) jsme zjistili, že u této skupiny Renschovo pravidlo platí. To je v rozporu s předchozími výsledky (Cox et al. 2007), kde však zahrnuli menší počet druhů a stejně jako u hadů, ani u ještěřů nezohlednili efekt fylogeneze. Hledali jsme i vysvětlení příčin SSD u této skupiny. Dle tradičních teorií byl v podezření pohlavní výběr, protože samci varanů se věnují rituálním soubojům (Earley et al. 2002). U jednotlivých druhů jsme sledovali také velikost snůšky a mláďat s ohledem na fekunditní selekci. Zahrnuli jsme i možné další faktory, jako je typ habitatu, potravy, ekomorfofotyp. Ukázalo se však, že jedině sama velikost může spolehlivě předpovídat SSD u varanů. Ostatní faktory nesouvisí se SSD. V této práci jsme se také snažili zrekonstruovat evoluci pohlavní dvojtvárnosti ve velikosti u varanů. Vynesením míry SSD u jednotlivých druhů varanů na fylogenetický strom jsme zjistili, že předek byl pravděpodobně střední velikosti a byl také středně dimorfní. To koresponduje se studií evoluce velikosti u varanů (Pianka 1995), která také předpokládá, že předek varanů byl střední velikosti a následně vznikaly jak gigantické, tak i trpasličí druhy. Jak jsme zjistili, míra dimorfismu se pak odvíjí od velikosti druhu, malí varani jsou téměř monomorfní, velké druhy vykazují naopak vysokou míru SSD, což koresponduje s Renschovým pravidlem.

Obojživelníci mívají FBSSD (Zhang & Lu 2013a, Monnet & Cherry 2002). Samice žab jsou větším pohlavím u více než 90% druhů (Shine 1979). U červorů (50% FBSSD,

Kupfer 2009) a ocasatých obojživelníků (61% FBSSD, Shine 1979) je směr SSD méně stabilní a častěji než u žab se zde vyskytují větší samci. Sledováním ontogeneze pomocí skeletochronie a zohledněním fylogeneze bylo zjištěno, že u samic žab vzniká pohlavní dimorfismus tak, že samice dospívají později než samci (pohlavní bimaturismus). Ačkoliv rostou pomaleji než samci, dosáhnou větší velikosti díky tomu, že investují do růstu delší dobu, než pohlavně dospějí, a dožívají se také většího stáří (Zhang & Lu 2013a). Z pohledu fekunditní selekce je tato strategie pro samice výhodná, protože počet vajíček, který je samice schopná produkovat, úzce souvisí s velikostí jejího těla. Samci jsou reprodukčně úspěšnější, pokud začnou co nejrychleji investovat do rozmnožování a nezdržují se růstem (Wells 2007, Cadeddu et al. 2012). Stejná metoda byla použita i na sledování ontogeneze ocasatých obojživelníků. Zhang & Lu (2013b) zjistili, že u ocasatých obojživelníků rostou obvykle obě pohlaví stejně rychle. SSD tam vzniká opět díky pohlavnímu bimaturismu, kdy jedno z pohlaví dospívá později než druhé a dožívá se vyššího věku. U ocasatých byla prokázána jak fekunditní selekce (Wells 2007), tak i pohlavní výběr v podobě samčích soubojů (Shine 1979) či samičí volby (Halliday & Verrell 1986). U žab byl v nedávnu studován výskyt pohlavního dichromatismu (Bell & Zamudio 2012). Ukázalo se, že je poměrně rozšířený (u více než 120 druhů z různých linií). Jasně zbarveným pohlavím může být samec, samice nebo jsou obě pohlaví výrazně a zároveň odlišně zbarvena. Pohlavní dichromatismus vznikl ve skupině Anura opakovaně a je běžnější na rozdíl od ptáků (Badyaev & Hill 2003, Martin 1996) u tropických druhů (Bell & Zamudio 2012). O jeho příčinách a evoluci se příliš neví. Obvykle však bývá vysvětlován opět pohlavním výběrem.

U ryb bývá v souvislosti s fekunditní selekcí obvykle větším pohlavím samice (Andersson 1994, Berglund et al. 1986). Kromě reprodukční výhody u samic zde existuje také výhoda pro samce, kteří brzkým pohlavním dospěním v malé velikosti snižují svoji prereprodukční mortalitu a pravděpodobnost, že budou hladovět v období nedostatku (Clutton-Brock et al. 1985, Gross 1985). U některých druhů mohou být ve výhodě malí samci i kvůli větší mrštnosti (Poeciliidae, Bisazza 1993, Bisazza & Marin 1991). Na některé druhy však působí i pohlavní výběr na zvětšování samců, takoví pak mají výhodu v dobývání teritorií, samic či jsou pro samice atraktivnější (Downhower et al. 1983, Côte & Hunte 1989). U polygynních korálových ryb se ustavuje hierarchická dominance na základě tělesné velikosti a větším pohlavím bývá samec, který vzniká změnou pohlaví samice (Walker & McCormick 2004, 2009a). Pro samice, které rostly z počátku pomalu, je výhodnější zůstat samicemi, zatímco rychle rostoucí samice mohou po smrti dominantního samce na teritoriu

změnit své pohlaví a stát se dominantním samcem (Warner 1975, 1988). Na studii korálové ryby schopné měnit své pohlaví (*Parapercis cylindrica*) bylo zjištěno, že lze Renschovo pravidlo aplikovat nejen mezidruhově a mezi populacemi, ale i na skupinu jedinců jednoho druhu. Byl prokázán pozitivní alometrický vztah mezi sociálními skupinami, tedy potvrzena platnost Renschova pravidla. Větší samci mají u tohoto druhu větší harém s většími samicemi a SSD roste s velikostí harému. Pohlavní výběr působící na zvětšování samců je zde ultimátní příčinou vzniku SSD (Walker & McCormick 2009b).

U lososovitých ryb (rod *Oncorhynchus*) se vyskytuje jak MBSSD tak FBSSD (Young 2005). Směr SSD zde závisí především na velikosti populace a hustotě jedinců při rozmnožování (Groot & Margolis 1991 ex Young 2005). Na zvětšování samců se podílí pohlavní výběr (Chebanov 1984, 1986, Fleming & Gross 1994). Fekunditní selekce naopak zvýhodňuje větší samice (Einum et al. 2004 ex Young 2005). Platnost Renschova pravidla byla potvrzena u šesti ze sedmi studovaných druhů lososů a pstruhů (Young 2005).

Extrémním příkladem MBSSD je cichlida z jezera Tanganyika (*Lamprologus callipterus*, Schütz & Taborsky 2000), kde je samec až 12krát těžší než samice. Samci těchto ryb přenáší ulity do svého teritoria v tlamě a tam je stráží společně se svým harémem samic. Velikost samice je omezována tím, že se musí vejít do schránky plže, aby tam nakladla vajíčka. Další kuriózní příklad extrémního pohlavního dimorfismu (FBSSD) u ryb je ve skupině hlubokomořských d'asů (Ceratioidei, Pietsch 2005). U těchto ryb žijí miniaturní samci na povrchu těla samice. Je zde přechod od obligatorního parazitismu (kdy může docházet ke srůstu tkání a propojení krevního oběhu samce a samice) až po dočasné neparazitické připojení samce na samici v době rozmnožování. Extrémním příkladem FBSSD je druh *Ceratias holboelli*, kde je samice 60krát delší a až půlmilionkrát těžší než samec (Bertelsen 1951 ex Pietsch 2005).

U bezobratlých je obvykle větším pohlavím samice (hmyz: O'Neill 1985, Hurlbutt 1987, pavouci: Hormiga et al. 1995, hlístice: Morand et al. 1996; Sorci et al. 1997, korýši: Gotelli & Spivey 1992, hlavonožci: Norman et al. 2002). Proti obratlovcům tu bývá rozdíl mezi pohlavími obvykle větší (Head 1995) a bývá spojován s fekunditní selekcí (Darwin 1871). Obrovské rozdíly mezi samci a samicemi vznikají v případě parazitického způsobu života miniaturních samců na samicích (*Bonellia viridis*, Berec et al. 2005, korýš *Trypetesa lampas*, Gotelli & Spivey 1992). Největší dosud zdokumentovaný FBSSD je však

u chobotnice *Tremoctopus violaceus*, kde žijí obě pohlaví odděleně, samice může být až 40 000krát těžší a až 100krát delší než samec (Norman et al. 2002).

2.2 Ontogenetické příčiny SSD

Abychom pochopili, jaké příčiny jsou za vznikem SSD a jeho evolucí, je důležité znát detaily z ontogeneze zkoumaného druhu (Badyev 2002). Badyev hypotetizuje, že SSD vzniká tak, že jednotlivá pohlaví „rostou odděleně“, to znamená, že jejich růstové křivky mají rozdílný průběh. Proto podporuje detailní sledování a popis růstových křivek pro každé pohlaví. Na růstové křivce je možné zachytit, kdy se jednotlivá pohlaví začnou lišit a díky tomu lze hypotetizovat a experimentálně testovat možné proximální příčiny vzniku SSD (Cox et al. 2007). Místo, kde se růstové křivky začínají lišit, může také odrážet kompromis ve využívání energie na růst, přežívání a rozmnožování (Roff 2002). Většina poikilothermních obratlovců roste asymptoticky (ryby: Ware 1980, obojživelníci: Halliday & Verrell 1988, plazi: Frazer et al. 1990), kdy jejich velikost při pohlavním dospění je méně než 80% jejich „konečné“ (asymptotické) velikosti (Stamps 1993). Někteří savci výjimečně vykazují také znaky asymptotického růstu, typickým příkladem jsou hlodavci (Twigg 1965), rypouši (rod *Mirounga*, Bryden 1968) či paviáni (rod *Papio*, Shohoji & Sasaki 1987). Mezi obratlovci jsou ptáci jedinou skupinou, kde obě pohlaví dosahují finální velikosti ještě před tím, než pohlavně dospějí (Ricklefs 1968). Podobně je to i u většiny hmyzu a pavouků (Chapman 1982 ex Stamps 1993, Foelix 1982 ex Stamps 1993). Rozdílná velikost může v ontogenezi vzniknout dvěma způsoby: (1) SSD vzniká již v době pohlavního dospění, a to působením na juvenilní jedince. Může to být rozdílnou rychlostí či délkou růstu, nebo se mohou už dimorfni rodit. (2) SSD vzniká rozdílnou rychlostí růstu v dospělosti či délkou života jednotlivých pohlaví (Shine 1990). Druhá hypotéza není příliš použitelná u ptáků a některých savců, kteří mají z většiny ukončený růst. Hmyz obvykle po dospění také neroste dál, ale jiní bezobratlí ano. Na ektotermní živočichy je druhá hypotéza snadno aplikovatelná, růst pokračuje i po dosažení pohlavní dospělosti. Plazi například pohlavně dospívají v 80% své maximální délky těla (Andrews 1982). Porovnáváním průměrné velikosti dospělých jedinců a velikosti při pohlavním dospění lze snadno zjistit, kdy tedy SSD vzniká. U vybraných druhů ještěřů (*Anolis*, *Sceloporus*, Gekkonidae), hadů (Natricinae), želv a žab vyšla vysoká korelace výše zmíněných velikostí, což značí, že růst po pohlavním dospění neovlivňuje směr SSD a může jen lehce ovlivnit jeho stupeň (Shine 1990).

Ke sledování ontogeneze lze využít růstové modely, nejčastěji používané jsou logistický růstový model, von Bertalanffyho a Gompertzův model (Winsor 1932, von

Bertalanffy 1957, de Buffrénil & Hémery 2002), existují však i další (Westův, West et al. 2001; Mitscherlichův, Patterson 1956; či Verhulstův, Frost & Pearson 1961). Růstové modely mají však velká omezení ve svém používání, a to z toho důvodu, že předpokládají neměnicí se průběh růstu a snaží se prokládat růst nějakým typem křivky. Nepočítají však s tím, že do života sledovaného organismu mohou zasahovat události, které v malém okamžiku dramaticky mění průběh růstu. Tím pak vznikají nepřesnosti v odhadovaných parametrech a nereálné odhady průběhu křivky. Obvykle nejlépe sedí logistický růstový model pro hmotnost (Schoener & Schoener 1978, Dunham 1978). V naší studii ontogeneze SSD u varana mangrovového (Frynta et al. 2010) jsme použili výše zmíněné modely. Logistický růstový model poskytoval nejrealističtější odhady asymptotických hmotností a délek těla a ukázal se být jako nejvhodnější typ pro naši studii. Varan mangrovový (*Varanus indicus*) je nápadně dimorfní ještěr patřící do skupiny Varanidae. Samci během své ontogeneze dorůstají do větší velikosti než samice (Wikramanayake & Dryden 1988). Sledováním růstových křivek se nám podařilo zachytit jednotlivé periody růstu. Tito varani se rodí monomorfní a na počátku rostou obě pohlaví stejnou rychlostí. SSD vzniká díky prodlouženému růstu samců. Samice svůj růst nápadně zpomalí a to v době, kdy pohlavně dospívají. Nabízí se tedy, že existuje souvislost mezi zpomalením růstu a pohlavním dospíváním. Samice by mohly převést energetické zdroje z růstu na investice do rozmnožování, což by bylo v souladu s life-history theory (Stearns 1992). Podobný kompromis mezi růstem a rozmnožováním byl prokázán například u scinků (*Eulamprus tympanum*, Schwarzkopf 1993), užovky (*Nerodia sipedon*, Brown & Weatherhead 1997) či obojživelníků (*Plethodon cinereus*, Yurewicz & Wilbur 2004). Výše zmíněné náklady spojené s reprodukcí byly potvrzeny i u samců a jsou zodpovědné za FBSSD například u leguánků (*Sceloporus undulatus*, Cox et al. 2005), žab (Woolbright 1983, 1989) a ryb (Schultz 1993). Zajímavá je studie madagaskarského gekona *Paroedura picta*, kde pomocí manipulace s množstvím potravy zjistili, že samice nejdříve investují do růstu, poté do reprodukce a až v případě dostatku živin do ukládání zásobních látek v podobě tuku (Kubička & Kartochovíl 2009).

Vhodný způsob, jak sledovat ontogenezi SSD, je využití manipulativních pokusů. Cox et al. (2009) sledovali růst, vliv kastrace a působení uměle dodávaného testosteronu na ontogenezi SSD u samců anolise (*Anolis sagrei*). Porovnáním s ostatními manipulativními pokusy dospěli k závěru, že evoluce SSD je doprovázena změnami v působení testosteronu na samčí růst a možná usnadňovaly rychlou evoluci SSD. U dvou druhů plazů z odlišných fylogenetických linií s MBSSD podporuje testosteron růst samců, zatímco u tří druhů ze dvou

různých fylogenetických linií s FBSSD růst samců inhibuje. U dvou zkoumaných monomorfních druhů nemá testosteron vliv na růst samců, či jsou dostupné studie rozporuplné. Samci všech sedmi výše zmíněných druhů plazů vykazují vyšší hladiny testosteronu než samice. Rozdíly v regulaci růstu u těchto druhů pravděpodobně odráží rozdíly v působení testosteronu na růst. Obecně je testosteron uváděn jako hormon, který podporuje muskulární a skeletární růst. Je to ale možná přílišné zobecnění, protože většina studií sledovala působení testosteronu na družích savců, ptáků a ryb, kde byli samci větším pohlavím (Cox & John-Alder 2005). Výše zmíněné výsledky by mohly krásně vysvětlit fylogenetickou labilitu SSD u plazů (Cox et al. 2007), tj. různý směr SSD mezi i uvnitř fylogenetických linií.

Další zajímavou manipulativní studii provedl opět autorský kolektiv kolem Roberta M. Coxe. Tentokrát sledovali vliv kastrace u samic anolisů (*Anolis sagrei*, Cox et al. 2010). Již v předchozích studiích bylo zjištěno, že kastrace samic dramaticky zvyšuje přežívání a urychluje růst (Cox & Calsbeek 2010). Z výše zmíněného vyplývá, že investice do rozmnožování je energeticky velmi náročná a pokud tyto investice omezíme (kastrace), může být ušetřená energie využita na jiné fyziologické procesy. Kastrované samice si tvoří větší energetické zásoby (v podobě tuku), mají lepší tělesnou kondici, mají více hematokritu a zlepšuje se jim funkce imunitního systému. Zároveň však trpěly zvýšeným výskytem parazitů oproti rozmnožujícím se samicím (Cox et al. 2010). To je možné vysvětlit tím, že kastrované samice změnilly své chování tak, že se více pohybovaly v souvislosti s lovem potravy než nekastrované samice, které jsou pohybově v období gravidity často omezené (Woodley & Moore 1999, Johnson et al. 2010). Kastrované samice tak byly vystaveny častějšímu setkání s parazity (Olsson et al. 2000).

Zmíněná studie (Cox et al. 2010) naznačuje, že investice do reprodukce jsou značné. Limitující zdroje živin a minerálů nutí samice dělat kompromis mezi růstem a rozmnožováním, protože obojí v jeden čas si málokdy mohou dovolit (Kubička & Kratochvíl 2009). Vzhledem k tomu, že jsme o varanech mangrovových věděli z našich předchozích studií téměř vše o jejich ontogenezi, chování, investicích do reprodukce a růstu, příjmu potravy, době pohlavního dospívání atd., rozhodli jsme se tato data využít a porovnat investice samců a samic (Frýdlová et al. submitted). Vybrali jsme si období v ontogenezi těchto ještěřů, kdy obě pohlaví značně investují do anabolických procesů: samci do tělesného růstu, zatímco samice především do tvorby vajíček. Zjistili jsme, že množství přijaté potravy a produkce biomasy v anabolických procesech je u samců a samic obdobná. Avšak analýza

biochemických parametrů a tělesné kondice odhalila nákladnost samičí investice do reprodukce. Zdá se, že produkce tělní tkáně a vajíček, se může nějakým způsobem fyziologicky lišit. Produkce vajíček může být například náročnější na spotřebu některých živin a minerálů, což by odpovídalo větší náchylnosti samic ke zdravotním problémům v souvislosti s rozmnožováním. Podobné výsledky naznačují například studie na varanech komodských, kdy bylo zjištěno, že rozmnožující se samice mají výkyvy v hladinách vápníku, hořčíku a fosforu (Lemm et al. 2004). V přírodě žijící samice varanů komodských umírají dříve než samci. Jako důvod vidí autoři této práce vysoké náklady spojené s reprodukcí (Laver et al. 2012). Logicky by bylo ideální v dalším kroku provést podobnou studii s kontrolou kastrovaných samic varanů mangrovových či například manipulovat s množstvím potravy. To však nebylo na tomto druhu možné z důvodu limitace počtu pokusných zvířat.

2.3 Tvar těla a pohlavní dimorfismus

Pohlavní dimorfismus se může projevovat nejen v rozdílné velikosti těla samců a samic, ale také v rozdílném tvaru jednotlivých pohlaví (Andersson 1994). Měnit tělesnou velikost je v evoluci poměrně snadné. Naproti tomu hýbat s tvarem těla už může být problém (Grant 1986). Pod vlivem selekčního tlaku může docházet ke zvětšování nějaké konkrétní části těla daného organismu. Pravděpodobně nejvíce příkladů najdeme v souvislosti s pohlavním výběrem, jenž působí na zvětšování nějaké části těla samců. Zvětšená struktura je pak využívána jako zbraň při soubojích (Emlen 2008). Příklady najdeme napříč celou živočišnou říší: u jelena parozí (*Cervus elaphus*, Clutton-Brock et al. 1982 ex Hokyung et al. 2011), u korýšů končetiny v podobě klepet (*Carcinus maenas*, Sneddon et al. 1997, *Macrobrachium rosenbergii*, Barki et al. 1997) či různé výrůstky u hmyzu (*Bolitotherus cornutus*, Conner 1988, Gryllinae, Judge & Bonanno 2008). U plazů je tvarový dimorfismus značně zkoumaný. Samci ještěřů mají často absolutně a/nebo relativně větší velikost hlavy než samice (Vial & Stewart 1989, Anderson & Vitt 1990, Castilla & Bauwens 1991, Mouton & van Wyk 1993, Vitt & Colli 1994, Barbadillo et al. 1995, Hews 1996, Smith et al. 1997, Shine et al. 1998, Kratochvíl & Frynta 2002, Anderson & Vitt 1990, Huang 1996, Radder et al. 2001). Větší velikost hlavy bývá vysvětlována lepší schopností kousat v soubojích mezi samci (Herrel et al. 2007, Huyghe et al. 2007). Je však sporné, zda je relativně větší velikost hlavy u samců důsledkem pohlavního výběru či jen vedlejším důsledkem fekunditní selekce (viz níže).

Fekunditní selekce (výběr na plodnost – fecundity selection) působící na samice je zodpovědná za další část těla, která bývá dimorfní, a to velikost břicha. Že mají samice

relativně větší rozměr břicha oproti samcům, popsal Braña (1996) na ještěrkách rodu *Lacerta* a *Podarcis*. Následovaly studie, které výše zmíněné podporují a doplňují (*Niveoscincus*, Olsson et al. 2002). Kratochvíl et al. (2003) zjistili u ještěrky živorodé (*Zootoca vivipara*), že relativní velikost břicha může vysvětlovat pohlavní rozdíly v relativní velikosti hlavy, končetin a ocasu, které bývají popisovány u samců často jako dimorfní. Zdá se, že dimorfismus v těchto samčích částech těla je jen artefaktem nevhodného škálování na SVL (které je dimorfní, protože v sobě obsahuje délku břicha). Rozměr břicha se zdá být alespoň u ještěrů nejlepší znak pro rozpoznávání pohlaví. Prodlužování délky břicha lze dosáhnout dvěma způsoby, a to množováním počtu obratlů (Shine 2000) či rozdílným růstem (O'Riain et al. 2000).

V naší studii tvarového dimorfismu u varana mangrovového (Frýdlová et al. 2011) se ukázalo, že délka břicha je u dospělých samic relativně větší než u samců. Z RTG snímků jsme zjistili, že nedochází ke množování počtu obratlů. Dimorfismus ve tvaru hlavy jsme zde neobjevili. Naproti tomu jsme u samců objevili na těle jinou dimorfní část těla, která souvisí s pohlavním výběrem, a to rozměr „paží“ (resp. lineární vzdálenost distálních částí humerů obsahující i šířku hrudníku, viz rozměr CFW na obr. 1 v příložené práci Frýdlová et al. 2011). U varanů jsou známé rituální souboje, kterým se věnuje velká většina druhů (Horn et al. 1994, Horn 1994, Earley et al. 2002). Během souboje se samci staví na zadní končetiny, předními se do sebe zaklesnou a v jakémsi objetí se přetlačují a snaží se svého soka skolit na zem (Thompson et al. 1992). V naší práci hypotetizujeme, že samec s mohutnějšími „rameny“ by mohl být v takovýchto soubojích ve výhodě. Tvar těla u varanů byl již studován, a to kvůli snaze rozpoznat na základě tvarové dvojtvarnosti pohlaví u varanů (Thompson & Withers 1997, Thompson 2002, Smith et al. 2007). Varani však nejsou ve tvaru těla příliš rozrůzněni, což koresponduje s tím, že i na mezidruhové úrovni jsou varani morfologicky velmi uniformní (Shine 1986). Určit zda se jedná o samce či samici není na první pohled snadné a mnohdy je třeba využít moderní techniky, obzvláště u nedospělých jedinců (Schildger et al. 1999, Horn 2004, Mayes et al. 2005). Naše studie je první, která zmiňuje dimorfismus v šíři „ramen“ u dospělých varanů mangrovových, ale limitace pro určení pohlaví na základě rozměrů těla přetrvává. Bude zajímavé, jestli se tento rozměr ukáže dimorfní i u jiných druhů varanů.

2.4 Hematologická data a jejich souvislost s velikostí těla

Na velikost buňky je tradičně nahlíženo jako na druhově specifickou a nezávislou na velikosti těla (Schmidt-Nielsen 1984). V posledních letech se však ukazuje, že tato myšlenka

nebude pravděpodobně plně platná. Větší velikosti těla lze dosáhnout nejen díky většímu počtu buněk, ale také díky zvětšování buněk a extracelulární matrix (Nijhout & Emlen 1998). Na velikost buněk má vliv i teplota (van Voorhies 1996), dostupnost energetických zdrojů ovlivňuje spíše množství buněk (Arendt 2007). Dva organismy stejné velikosti se tak mohou lišit velikostí a počtem buněk, a to na základě vývojové a evoluční historie (Stevenson et al. 1995). Nejprve se to začalo ukazovat na studiích bezobratlých živočichů (Partridge et al. 1994, Stevenson et al. 1995, Chown et al. 2007). Následně se tomuto problému na mezidruhové úrovni začal věnovat Gregory (2002), který zjistil, že velikost erytrocytů koreluje s velikostí těla u ptáků. V další studii věnující se malé skupině plazů (Eublepharidae), kde jsou však velké mezidruhové velikostní rozdíly, zjistili stejný vztah Starostová et al. (2005). Na základě dalších studií velikosti erytrocytů u gekonočků (Starostová et al. 2008, 2009) byla zpochybněna úzká souvislost mezi velikostí genomu a velikostí erytrocytů (Gregory 2001) a také popřena platnost metabolické teorie (West et al. 1997, 2001, Brown et al. 2004). Ta byla založena na predikci, že velikost buněk je neměnná. Naproti tomu byla podpořena nová metabolická teorie (Kozłowski et al. 2003, Kozłowski & Konarzewski 2005) předpokládající variabilitu ve velikosti a počtu buněk. Změnu velikosti červených krvinek v závislosti na stáří a velikosti zaznamenal na vnitrodruhové úrovni v rámci ontogeneze Grenat et al. (2009) u jihoamerické žáby (*Odontophrynus americanus*). Také u gekonočků byla zkoumána souvislost velikosti červených krvinek s rostoucí velikostí těla během ontogeneze (Starostová et al. 2013). Je zajímavé, že u některých druhů gekonočků se velikost červených krvinek v ontogenezi zvětšuje, zatímco u jiných blízce příbuzných takovýto vztah neexistuje. To ukazuje, že zvětšování červených krvinek během ontogenetického růstu není fylogeneticky konzervativní.

U skupiny Varanidae existují obrovské velikostní rozdíly, a to jak z pohledu ontogenetického tak i fylogenetického (Pianka 1995, Frýdlová & Frynta 2010, Frynta et al. 2010). V naší studii (Frýdlová et al. 2013) jsme se zaměřili na to, zda se počet a velikost krevních buněk mění v ontogenezi. Měli jsme k dispozici dva druhy varanů, *Varanus indicus* a *Varanus exanthematicus*. U obou druhů jsme zjistili, že se počet krevních buněk, konkrétně erytrocytů, leukocytů (heterofilů) a trombocytů, nemění s rostoucí velikostí. Naproti tomu velikost erytrocytů pozitivně koreluje s hmotností zvířete. Toto zjištění koresponduje s obecným fyziologickým pravidlem, že menší erytrocyt má relativně větší povrch, a je proto výkonnější při výměně plynů. Velikost erytrocytu je tedy pravděpodobně přizpůsobena aktuální rychlosti metabolismu, jež je závislá na hmotnosti, a postupně klesá podél růstové

křivky (Smith et al. 2008, Clemente et al. 2009). Na rozdíl od jiných studií jsme měřili i velikost bílých krvinek a zjistili, že jejich velikost nesouvisí s hmotností jedince. Navíc velikost erytrocytů vůbec nekoreluje s velikostí bílých krvinek (konkrétně heterofilů). Toto zjištění podkopává představu, že velikost erytrocytů může být používána jako spolehlivý zástupce velikosti ostatních tělních buněk daného organismu.

2.5 Poznámky k biologii varana mangrovového (*Varanus indicus*)

Varan mangrovový byl popsán v roce 1802 (Daudin, 1802). Nyní je považován za druhový komplex – skupina *V. indicus* v podrodu *Euprepriosaurus* (Böhme 1988, Ziegler & Böhme 1997). V posledních patnácti letech bylo rozpoznáno mnoho kryptických druhů varana mangrovového. Nyní tento komplex obsahuje 13 popsáných druhů: *V.indicus*, *V.doreanus*, *V.jobiensis*, *V.finschi*, *V.melinus*, *V.yuwonoi*, *V.caerulivirens*, *V.cerambonensis*, *V.juxtindicus*, *V.zugorum*, *V.rainerguentheri* a *V.lirungensis* (Koch et al. 2009) a poslední nově popsáný melanistický *V. obor* (Weijola & Sweet 2010). Tyto druhy byly definovány na základě morfologických a molekulárních dat.

Varan mangrovový se vyskytuje od Moluckých ostrovů, přes Novou Guineu, Šalamounské a Marshallovi ostrovy až k severní části Austrálie (Ziegler et al. 2007) (Obr. 3). Patří ke středně velkým varanům dorůstajícím celkové délky až 1,5 m (Obr. 4). Samci jsou nápadně větším pohlavím. Je to denní ještěr preferující habitat mangrovů (Philipp 1999). Obvykle se vyskytuje blízko vody, kde se při vyrušení schovává. Je výborný plavec, k čemuž má přizpůsobený i ocas, který je laterálně zploštělý. Jeho organismus je dobře adaptovaný na slanou vodu. Mohutnými drápy je dobře přizpůsoben i k lezení na stromech. Dále se zdržuje v lesích, nevádí mu ani lidské usedlosti (Böhme et al. 1994). Jeho dieta se skládá jak z bezobratlých, tak obratlovců, nepohrdne ani odpadky (McCoid & Witteman 1993).



Obr. 3 Mapa výskytu varana mangrovového (převzato z Pianka et al. 2004)

Na ostrově Guam v souostroví Mariany byla sledována jejich reprodukční aktivita (Wikramanayake & Dryden 1988). Obě pohlaví jsou přibližně stejně početná. U samců jsou zralé spermie k dispozici po celý rok, stejně tak i tukové zásoby se během období sucha a dešťů příliš neliší. Samci využívají tukové zásoby na chování spojené s reprodukcí spíše než na spermatogenezi. U samic se hmotnost vaječníků zvětšovala během období sucha a tukové zásoby se zvětšovaly uprostřed a koncem období dešťů. Z těchto fyziologických cyklů se zdá, že se rozmnožují během období sucha a mláďata se líhnou během období dešťů, kdy je hojná nabídka potravy (Wikramanayake & Dryden 1988).

Naproti tomu jiná studie uvádí, že rozmnožovací chování není vyhrazeno jen na období sucha (McCoid & Hensley 1991). Tomu by odpovídal i fakt, že na Nové Guineji se čerstvá mláďata vyskytují po celý rok (Brandenburg 1983). V Zoo Praha, kde byl tento varan dlouho chován, kladla samice během celého roku opakovaně snůšky vajec v intervalu přibližně 2 měsíců (Velenský, osobní sdělení) a i v našem chovu jsme pozorovali podobný trend. Průměrná velikost snůšky je deset vajec (McCoid 1993).

Během námluv dochází k rituálním soubojům samců (McCoid & Hensley 1991). Větší samec je ve výhodě. Během epigamního chování se samec tře bradou o hlavu a přední část těla samice a intenzívně vyplazuje jazyk. Zadníma nohama se snaží samici stimulovat, aby zvedla bázi ocasu a mohlo dojít ke kopulaci. Samec si samici monopolizuje a opakovaně se s ní páří (McCoid & Hensley 1991).

Na severu Austrálie byla studována fyziologie varana mangrovového. Tito varani jsou aktivní po celý rok, ale v období sucha mírně snižují svoji aktivitu. Během celého roku aktivně termoregulují, ale plně nevyužívají dostupné teplotní zdroje. Oproti jiným druhům varanů je jejich preferovaná denní teplota nižší, pohybuje se okolo 31 °C (Smith et al. 2008).



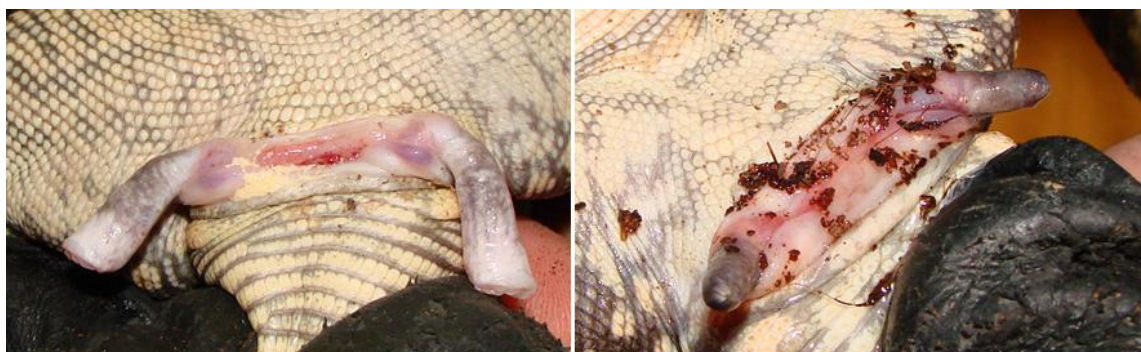
Obr. 4 Varan mangrovový (*Varanus indicus*)

V našem chovu bylo možné varany poměrně snadno chovat. Potravně nejsou příliš vybíraví. Varany jsme měli ubytované po jednom, ale pravidelně jsme jim umožňovali vzájemná setkání, a to jak opačných pohlaví, tak i stejných pohlaví. V té souvislosti jsme pozorovali epigamní chování a páření, jehož průběh odpovídá studii McCoida & Hensleyho (1991). Zároveň jsme byli svědky i agonistického chování, souboje jsme pravidelně pozorovali u samců a výjimečně i u pár samic, a to od doby pohlavního dospívání. V souboji byl zpravidla ve výhodě větší samec.

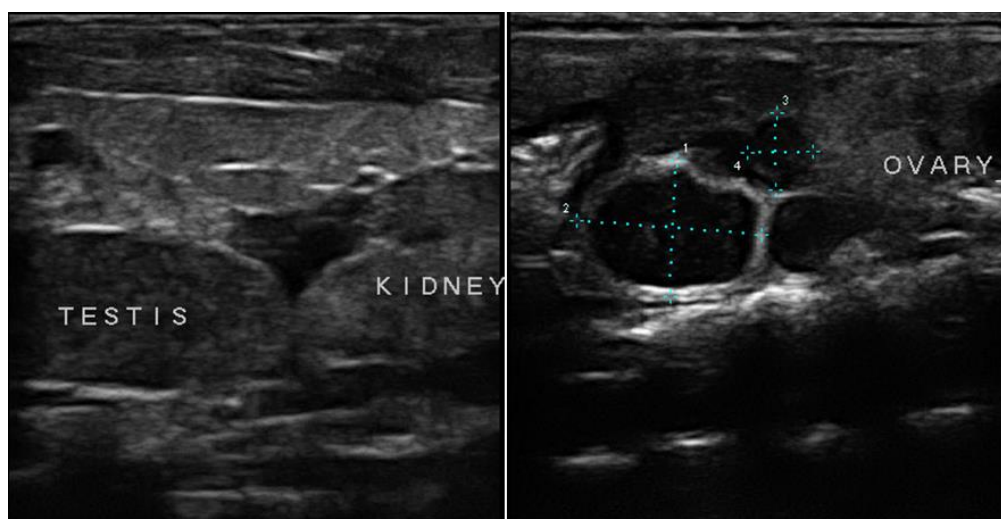
Varan mangrovový se ukázal jako ideální modelový druh pro studium pohlavní dvojtvárnosti, a to hlavně díky své schopnosti enormně rychlého růstu. Během roku a půl pohlavně dospívají a na jejich těle začínají být měřitelné velikostní i tvarové rozdíly.

Z počátku studie jsme měli potíže s určením pohlaví varanů. Mláďata totiž není na pohled snadné rozpoznat. Sondování ani palpce nebyla příliš úspěšná. U jedinců zhruba od 6 do 18 měsíců jsme však zaznamenali ochotu k everzi hemipenisů a hemiklitorisů (Obr. 5).

V případě ochoty zvířete a everzi pohlavních orgánů, bylo možné jednotlivá pohlaví s velkou pravděpodobností rozpoznat. Následně v době pohlavní dospělosti jsme již využili spolupráce s panem doktorem Janem Hnízdem, který určil jednoznačně pohlaví pomocí ultrazvukového vyšetření, kde jsou jasně rozpoznatelné vaječníky a varlata (Obr. 6).



Obr. 5 Hemipenisy samce vlevo a hemiklitorisy samice vpravo



Obr. 6 Varlata samce vlevo a vaječníky samice vpravo

Práce s varany vyžaduje trochu síly, obratnosti, ale i klidu. Varani byli schopni se poměrně značně bránit jakékoliv manipulaci. Avšak v případě klidného zacházení se byli schopni i rychle uklidnit a nechat se například změřit. Obzvláště u některých jedinců však musel být člověk stále ve střehu, aby se vyvaroval kousnutí. Z vlastní zkušenosti mohu říct, že kousnutí varanem mangrovovým není až tak bolestivé, hodně však krvácí a může mít devastující účinky na měkké tkáně.

2.6 Literatura

- Abouheif E, Fairbairn DJ (1997) A comparative analysis of allometry for sexual size dimorphism: assessing Rensch's rule. *Am. Nat.* 149: 540-562.
- Anderson RA, Vitt LJ (1990) Sexual selection versus alternative causes of sexual dimorphism in teiid lizards. *Oecologica* 84:145-157.
- Andersson M (1994) *Sexual selection*. Princeton University Press.
- Andersson M, Norberg RA (1981) Evolution of reversed sexual size dimorphism and role partitioning among predatory birds, with a size scaling of flight performance. *Biol. J. Linn. Soc.* 15:105–130.
- Andrews RM (1982) Patterns of growth in reptiles. In: *Biology of the Reptilia*, p. 273-320. Gans G, Pough FH, Eds., New York, Academic Press.
- Arendt J (2007) Ecological correlates of body size in relation to cell size and cell number: patterns in flies, fish, fruits and foliage. *Biol. Rev.* 82:241–256.
- Badyaev AV (2002) Growing apart: an ontogenetic perspective on the evolution of sexual size dimorphism. *Trends Ecol. Evol.* 17: 369-378.
- Badyaev AV, Hill GE (2003) Avian sexual dichromatism in relation to phylogeny and ecology. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 34:27–49.
- Barbadillo LJ, Bauwens D, Barahona F, Sánchez-Herráiz NJ (1995) Sexual differences in caudal morphology and its relation to tail autotomy in lacertid lizards. *J. Zool.* 236: 83-93.
- Barki A, Harpaz S, Karplus I (1997) Contradictory asymmetries in body and weapon size, and assessment in fighting male prawns, *Macrobrachium rosenbergii*. *Aggr. Behav.* 23:81–91.
- Bell RC, Zamudio KR (2012) Sexual dichromatism in frogs: natural selection, sexual selection and unexpected diversity. *Proc. R. Soc. B* 279: 4687–4693.
- Bellamy D, Weir BJ (1972) Urine composition of some hystricomorph rodents confined to metabolism cages. *Comp. Biochem. Physiol.* 42A:759-771.
- Berec L, Schembri PJ, Boukal DS (2005) Sex determination in *Bonellia viridis* (Echiura: Bonelliidae): population dynamics and evolution. *Oikos* 108: 473–484.
- Berglund A, Rosenqvist G, Svensson I (1986) Mate choice, fecundity and sexual dimorphism in two pipefish (Syngnathidae) species. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 19: 301–307.

- Berry JF, Shine R (1980) Sexual size dimorphism and sexual selection in turtles (Order Testudines). *Oecologia* 44:185–191.
- von Bertalanffy L (1957) Quantitative laws for metabolism and growth. *Q. Rev. Biol.* 32: 217–231.
- Bertelsen E (1951) The ceratioid fishes. Ontogeny, taxonomy, distribution and biology. *Dana Rep* 39:1–276 ex Pietsch TW (2005) Dimorphism, parasitism, and sex revisited: modes of reproduction among deep-sea ceratioid anglerfishes (Teleostei: Lophiiformes). *Ichthyol. Res.* 52: 207–236.
- Bininda-Emonds ORP, Gittleman JL (2000) Are pinnipeds functionally different from fissiped carnivores? The importance of phylogenetic comparative analyses. *Evolution* 54:1011-1023
- Bisazza A (1993) Male competition, female mate choice and sexual size dimorphism in poeciliid fishes. *Mar. Behav. Physiol.* 23: 257–286.
- Bisazza A, Marin G (1991) Male size and female mate choice in the eastern mosquitofish (*Gambusia holbrooki*: Poeciliidae). *Copeia* 1991: 730–735.
- Blanckenhorn WU (2005) Behavioral causes and consequences of sexual size dimorphism. *Ethology* 111: 977—1016.
- Blanckenhorn WU, Meier R, Teder T (2007) Rensch's rule in insects: patterns within and among species. In: *Sex, size and gender roles: evolutionary studies of sexual size dimorphism*, p. 60–70. Fairbairn DJ, Blanckenhorn WU, Székely T, Eds., Oxford, Oxford University Press.
- Böhme W (1988) Zur genitalmorphologie der Savria; Functionelle und stammesgeschichtliche aspekte. *Bonner Zoologische Beiträge* 40: 27-56.
- Böhme W, Horn HG, Ziegler T (1994) Zur taxonomie der Pazifikwarane (*Varanus indicus*-Komplex): revalidierung von *Varanus doreanus* mit beschreibung einer neuen unterart. *Salamandra* 30:119-142.
- Braña F (1996) Sexual dimorphism in lacertid lizards: male head increase vs. female abdomen increase? *Oikos* 75: 511-523.
- Brandenburg T (1983) *Monitors in the Indo-Australian archipelago*. Leiden, Brill.
- Brown GP, Weatherhead PJ (1997) Effects of reproduction on survival and growth of female northern water snakes, *Nerodia sipedon*. *Can. J. Zool.* 75:424-432.
- Brown JH, Gillooly JF, Allen AP, Savage VM, West GB (2004) Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology* 85:1771–1789.

- Bryden MM (1968) Control of growth in two populations of elephant seals. *Nature* 217:1106-1108.
- de Buffrénil V, Hémery G (2002) Variation in longevity, growth, and morphology in exploited Nile monitors (*Varanus niloticus*) from Sahelian Africa. *J. Herpetol.* 36: 419–426.
- Burns KJ (1998) A phylogenetic perspective on the evolution of sexual dichromatism in tanagers (Thraupidae): the role of female versus male plumage. *Evolution* 52:1219–1224.
- BWPi (2006) *Birds of the Western Palearctic 1.1.* www.birdguides.com/, Oxford University Press ex Webb TJ, Freckleton RP (2007) Only Half Right: Species with Female-Biased Sexual Size Dimorphism Consistently Break Rensch's Rule. *PLoS ONE* 2(9): e897.
- Cadeddu G, Giacoma C, Castellano S (2012) Sexual size dimorphism in the Tyrrhenian tree frog: A life-history perspective. *J. Zool.* 286: 285–292.
- Castilla AM, Bauwens D (1991) Observations on the natural history, present status, and conservation of the insular lizard *Podarcis hispanica atrata* on the Colubretes Archipelago, Spain. *Biol. Conserv.* 58: 69-84.
- Censky EJ (1997) Female mate choice in the non-territorial lizard *Ameiva plei* (Teiidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 40: 221–225
- Clemente CJ, Withers PC, Thompson GG (2009) Metabolic rate and endurance capacity in Australian varanid lizards (Squamata: Varanidae: *Varanus*). *Biol. J. Linn. Soc.* 97: 664–676.
- Clutton-Brock TH (1983) Selection in relation to sex. In: *Evolution from molecules to men*, p. 457–481. Bendall BJ, Ed., Cambridge, Cambridge University Press.
- Clutton-Brock T (2007) Sexual selection in males and females. *Science* 318:1882-1885.
- Clutton-Brock TH, Guinness FE, Albon SD (1982) *Red deer: behavior and ecology of two sexes.* Chicago, University of Chicago Press ex Hokyung K, Yikweon J, Jae CC (2011) Sexually dimorphic male horns and their use in agonistic behaviors in the horn-headed cricket *Loxoblemmus doenitzi* (Orthoptera: Gryllidae). *J. Ethol.* 29: 435-441.
- Clutton-Brock TH, Albon SD, Guinness FE (1985) Parental investment and sex differences in juvenile mortality in birds and mammals. *Nature* 313: 131–133.
- Colwell RK (2000) Rensch's rule crosses the line: Convergent allometry of sexual size dimorphism in hummingbirds and flower mites. *Am. Nat.* 156: 495-510.

- Conner JK (1988) Field measurements of natural and sexual selection in the fungus beetle, *Bolitotherus cornutus*. *Evolution* 42: 736–749.
- Cooper Jr WE, Vitt LJ (1993) Female mate choice of large male broad-headed skinks. *Anim. Behav.* 45:683-693.
- Côte IM, Hunte W (1989) Male and female mate choice in the redlip blenny: Why bigger is better. *Anim. Behav.* 38: 78–88.
- Cox RM, Skelly SL, John-Alder HB (2003) A comparative test of adaptive hypotheses for sexual size dimorphism in lizards. *Evolution* 57: 1653–1669.
- Cox RM, John-Alder HB (2005) Testosterone has opposite effects on male growth in lizards (*Sceloporus* spp.) with opposite patterns of sexual size dimorphism. *J. Exp. Biol.* 208: 4679–4687.
- Cox RM, Skelly SL, John-Alder HB (2005) Testosterone inhibits growth in juvenile male eastern fence lizards (*Sceloporus undulatus*): implications for energy allocation and sexual size dimorphism. *Physiol. Biochem. Zool.* 78: 531-545.
- Cox RM, Butler MA, John-Alder HB (2007) The evolution of sexual size dimorphism in reptiles. In: *Sex, size and gender roles: evolutionary studies of sexual size dimorphism*, p. 38–49. Fairbairn DJ, Blanckenhorn WU, Székely T, Eds. Oxford, Oxford University Press.
- Cox RM, Stenquist DS, Calsbeek R (2009) Testosterone, growth and the evolution of sexual size dimorphism. *J. Evol. Biol.* 22:1586–1598.
- Cox RM, Calsbeek R (2010) Severe costs of reproduction persist in *Anolis* lizards despite the evolution of a single-egg clutch. *Evolution* 64:1321– 1330.
- Cox RM, Parker EU, Cheney DM, Liebl AL, Martin LB, Calsbeek R (2010) Experimental evidence for physiological costs underlying the trade-off between reproduction and survival. *Funct. Ecol.* 24: 1262–1269.
- Crews D, Diamond, M, Whittier J, Mason R (1985) Small male body size in garter snakes depends on testes. *Am. J. Physiol.* 249:62–66.
- Dale J, Dunn PO, Figuerola J, Lislevand T, Székely T, et al. (2007) Sexual selection explains Rensch’s rule of allometry for sexual size dimorphism. *Proc. R. Soc. B* 274: 2971–2979.
- Darwin Ch (1871) *The descent of man, and selection in relation to sex*. London, John Murray.
- Downhower JF, Brown L, Pederson R, Staples G (1983) Sexual selection and sexual dimorphism in mottled sculpins. *Evolution* 37: 96–103.

- Dunham AE (1978) Food availability as a proximate factor influencing individual growth rates in the iguanid lizard *Sceloporus merriami*. *Ecology* 59: 770-778.
- Earley RL, Attum O, Eason P (2002) Varanid combat: perspectives from game theory. *Amphibia-Reptilia* 23: 469-485.
- East ML, Hofer H, Wickler W (1993) The erect 'penis' as a flag of submission in a female-dominated society: greeting in Serengeti spotted hyenas. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 33: 355–370.
- Einum S, Kinnison MT, Hendry AP (2004) Evolution of egg size and number. In: *Evolution illuminated: salmon and their relatives*, p. 126-153. Hendry AP, Stearns A, Eds., Oxford, Oxford University Press
- ex Young KA (2005) Life-history variation and allometry for sexual size dimorphism in Pacific salmon and trout. *Proc. R. Soc. B* 272: 167-172.
- Emlen DJ (2008) The evolution of animal weapons. *Annu. Rev. Ecol. Evol. S.* 39: 387-413.
- Fairbairn DJ (1997) Allometry for sexual size dimorphism: Pattern and process in the coevolution of body size in males and females. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 28: 659-687
- Feaver PE (1977) The demography of a Michigan population of *Natrix sipedon* with discussions of ophidian growth and reproduction. University of Michigan Press
- ex Pearson D, Shine R, Williams A (2002) Geographic variation in sexual size dimorphism within a single snake species (*Morelia spilota*, Pythonidae). *Oecologia* 131:418–426.
- Fitch HS (1970) Reproductive cycles of lizards and snakes. *Misc. Publ. Mus. Nat. Hist. Univ. Kans.* 52:1–247.
- Fitch HS (1978) Sexual size differences in the genus *Sceloporus*. *Univ. Kans. Sci. Bull.* 51:441–461.
- Fitch HS (1981) Sexual size differences in reptiles. *Misc. Publ. Mus. Nat. Hist. Univ. Kans.* 70:1-72.
- Fleming IA, Gross MR (1994) Breeding competition in a Pacific salmon (coho: *Oncorhynchus kisutch*): measures of natural and sexual selection. *Evolution* 48: 637-657.
- Foelix RF (1982) *Biology of spiders*. Cambridge, Harvard University Press
- ex Stamps JA (1993) Sexual size dimorphism in species with asymptotic growth after maturity. *Biol. J. Linn. Soc.* 50: 123-145.

- Frazer NB, Gibbons JW, Greene JL (1990) Exploring fabens growthinterval mode with data on a long-lived vertebrate, *Trachemys scripta* (Reptilia, Testudinata). *Copeia* 1990: 112-118.
- Frost AA, Pearson RG (1961) *Kinetics and mechanism: A study of homogeneous chemical reactions*. New York, Wiley ex Nievergelt Y (2013) On the existence of best Mitscherlich, Verhulst, and West growth curves for generalized least-squares regression. *J. Comput. Appl. Math.* 248: 31-46.
- Frýdlová P, Frynta D (2010) A test of Rensch's rule in varanid lizards. *Biol. J. Linn. Soc.* 100: 293–306.
- Frýdlová P, Velenský P, Šimková O, Cikánová V, Hnízdo J, Reháč I, Frynta D (2011) Is body shape of mangrove-dwelling monitor lizards (*Varanus indicus*; Varanidae) sexually dimorphic? *Amphibia-Reptilia* 32: 27–37.
- Frýdlová P, Hnízdo J, Chylíková L, Šimková O, Cikánová V, Velenský P, Frynta D (2013) Morphological characteristics of blood cells in monitor lizards: Is erythrocyte size linked to actual body size? *Integr. Zool. SI*: 39–45.
- Frýdlová P, Hnízdo J, Velenský P, Šimková O, Cikánová V, Chylíková L, Frynta D. Easy life of males? Indirect evidence that growth is easier than egg production in mangrove-dwelling monitor lizards (*Varanus indicus*). Submitted to *Acta Herpetol.*
- Frynta D, Frýdlová P, Hnízdo J, Šimková O, Cikánová V, Velenský P (2010) Ontogeny of sexual size dimorphism in monitor lizards: males grow for a longer period, but not at a faster rate. *Zool. Sci.* 27: 917–23.
- Frynta D, Baudyšová J, Hradcová P, Faltusová K, Kratochvíl L (2012) Allometry of Sexual Size Dimorphism in Domestic Dog. *PLoS ONE* 7(9): e46125.
- Gillingham JC, Carmichael C, Miller T (1995) Social behavior of the tuatara, *Sphenodon punctatus*. *Herpetol. Monogr.* 9: 5–16.
- Gotelli NJ, Spivey HR (1992) Male Parasitism and Intrasexual Competition in a Burrowing Barnacle. *Oecologia* 91: 474-480.
- Grant PR (1986) *Ecology and evolution of Darwin's finches*. Princeton, Princeton University Press.
- Gregory TR (2001) The bigger the C-value, the larger the cell: genome size and red blood cell size in vertebrates. *Blood Cells Mol. Dis.* 27: 830–843.
- Gregory TR (2002) A birds-eye view of the C-value enigma: genome size, cell size, and metabolic rate in the class Aves. *Evolution* 56: 121–30.

- Grenat PR, Bionda C, Salas NE, Martino AL (2009) Variation in erythrocyte size between juveniles and adults of *Odontophrynus americanus*. *Amphibia-Reptilia* 30: 141–145.
- Griffing JP (1974) Body measurements of blacktailed jackrabbits of southeastern New Mexico with implications of Allen's Rule. *J. Mammal.* 55: 674–678.
- Groot C, Margolis L (1991) Pacific salmon life histories. Vancouver, University of British Columbia Press
- ex Young KA (2005) Life-history variation and allometry for sexual size dimorphism in Pacific salmon and trout. *Proc. R. Soc. B* 272: 167–172.
- Gross MR (1985) Disruptive selection for alternative life histories in salmon. *Nature* 313: 47–48.
- Gustafsson A, Lindenfors P (2004) Human size evolution: no evolutionary allometric relationship between male and female stature. *J. Hum. Evol.* 47:253–266.
- Halámková L, Schulte JA, Langen TA (2013) Patterns of sexual size dimorphism in Chelonia. *Biol. J. Linn. Soc.* 108: 396–413.
- Halliday TR, Verrell PA (1986) Review: Sexual selection and body size in amphibians. *Herpetol. J.* 1:86–92.
- Halliday TR, Verrell PA (1988) Body size and age in amphibians and reptiles. *J. Herpetol.* 22: 253–265.
- Head G (1995) Selection on fecundity and variation in the degree of sexual size dimorphism among spider species (Class Araneae). *Evolution* 49: 776–781.
- Head JJ, Polly PD (2007) Dissociation of somatic growth from segmentation drives gigantism in snakes. *Biol. Lett.* 3: 296–298
- Herrel A, McBrayer LD, Larson PM (2007) Functional basis for sexual differences in bite force in the lizard *Anolis carolinensis*. *Biol. J. Linn. Soc.* 91: 111–119.
- Herrel A, Schaerlaeken V, Moravec J, Ross CF (2009) Sexual shape dimorphism in tuatara, ecological niche divergence or sexual selection? *Copeia* 2009: 727–731.
- Herrel A, Moore JA, Bredeweg EM, Nelson NJ (2010) Sexual dimorphism, body size, bite force and male mating success in tuatara. *Biol. J. Linn. Soc.* 100: 287–292.
- Hews DK (1996) Size and scaling of sexually-selected traits in the lizard, *Uta palmeri*. *J. Zool.* 238: 743–757.
- Hormiga G, Eberhard WG, Coddington JA (1995). Web-construction behaviour in Australian Phonognatha and the phylogeny of Nephilinae and Tetragnathid spiders (Araneae: Tetragnathidae). *Aust. J. Zool.* 43: 313–364.
- Horn HG (1994) Der rituale Kampf von *Varanus salvator cumingi*. *Herpetofauna* 16: 27–30.

- Horn HG (2004) Keeping monitors in captivity: a biological, technical, and legislative problem. In: *Varanoid Lizards of the World*, p. 556-570. Pianka ER, King DR, King RA, Eds., Bloomington, Indiana University Press.
- Horn HG, Gaulke M, Böhme W (1994) New data on ritualized combats in monitor lizards (Sauria: Varanidae), with remarks on their function and phylogenetic implications. *Der Zoologische garten* 64: 265- 280.
- Huang WS (1996) Sexual size dimorphism in the five-stripedblue-tailed skink, *Eumeces elegans* with note on its life history in Taiwan. *Zool. Stud.* 35:188-194.
- Hurlbutt B (1987) Sexual size dimorphism in parasitoid wasps. *Biol. J. Linn. Soc.* 30:63-89.
- Huyghe K, Herrel A, Adriaens D, Zoran T, van Damme R (2007) It's all in the head. Morphological basis for differences in bite force among color morphs of the dalmatian wall lizard. *J. Morphol.* 268: 1088-1088.
- Chapman RF (1982) *The insects: Structure and function*. Cambridge, Harvard University Press
- ex Stamps JA (1993) Sexual size dimorphism in species with asymptotic growth after maturity. *Biol. J. Linn. Soc.* 50: 123-145.
- Chebanov NA (1984) Effect of spawner length and age on the viability of progeny during early ontogeny in some species of the genus *Oncorhynchus* (Salmonidae). *J. Ichth.* 1984:82-93.
- Chebanov NA (1986) Factors controlling spawning success in pink salmon, *Oncorhynchus gorbuscha*. *J. Ichth.* 1986: 69-78.
- Chown SL, Marais E, Terblanche JS, Klok CJ, Lighton JRB, Blackburn TM (2007) Scaling of insect metabolic rate is inconsistent with the nutrient supply network model. *Funct. Ecol.* 21:282–290.
- Jarman PJ (1974) The social organisation of antelope in relation to their ecology. *Behaviour* 48: 215–267.
- Jarman PJ (1983) Mating system and sexual dimorphism in large, terrestrial, mammalian herbivores. *Biol. Rev.* 58: 485–520.
- Johnson MA, Caton JL, Cohen RE, Vandecar JR, Wade J (2010) The burden of motherhood: The effect of reproductive load on female lizard locomotor, foraging and social behavior. *Ethology* 116: 1217–1225.
- Judge KA, Bonanno VL (2008) Male weaponry in a fighting cricket. *PLoS ONE* 3:e3980.
- Kavanagh PH, Lehnebach CA, Shea MJ, Burns KC (2011) Allometry of sexual size dimorphism in dioecious plants: do plants obey Rensch's rule? *Am. Nat.* 178:596–601.

- King RB (1989) Sexual dimorphism in snake tail length: sexual selection, natural selection, or morphological constraint? *Biol. J. Linn. Soc.* 38: 133-154.
- Kirkpatrick M, Price T, Arnold SJ (1990) The Darwin-Fisher Theory of Sexual Selection in Monogamous Birds. *Evolution* 44: 180-193.
- Koch A, Arida E, Schmitz A, Böhme W, Ziegler T (2009) Refining the polytypic species concept of mangrove monitors (Squamata: *Varanus indicus* group): a new cryptic species from the Talaud Islands, Indonesia, reveals the underestimated diversity of Indo-Australian monitor lizards. *Australian J. Zool.* 57: 29-40.
- Kozłowski J, Konarzewski M, Gawelczysk T (2003) Cell size as a link between noncoding DNA and metabolic rate scaling. *P. Natl. Acad. Sci. USA* 100:14080–14085.
- Kozłowski J, Konarzewski M (2005) West, Brown and Enquist's model of allometric scaling again: the same questions remain. *Funct. Ecol.* 19:739–743.
- Kratochvíl L, Frynta D (2002) Body size, male combat and the evolution of sexual dimorphism in eublepharid lizards (Squamata: Eublepharidae). *Biol. J. Linn. Soc.* 76: 303-314.
- Kratochvíl L, Fokt M, Reháč I, Frynta D (2003) Misinterpretation of character scaling: a tale of sexual dimorphism in body shape of common lizards. *Can. J. Zool.* 81: 1112-1117.
- Kratochvíl L, Frynta D (2006) Body-size effect on egg size in eublepharid geckos (Squamata: Eublepharidae), lizards with invariant clutch size: negative allometry for egg size in ectotherms is not universal. *Biol. J. Linn. Soc.* 88: 527–53.
- Krebs JR, Davies NB (1981) *An Introduction to Behavioural Ecology*. Oxford, Blackwell Scientific.
- Kubička L, Kratochvíl L (2009) First grow, then breed and finally get fat: hierarchical allocation to life-history traits in a lizard with invariant clutch size. *Funct. Ecol.* 23: 595-601.
- Kupfer A (2009). Sexual size dimorphism in caecilian amphibians: Analysis, review and directions for future research. *Zoology* 112: 362–369.
- Laver RJ, Purwandana D, Ariefiandy A, Imansyah J, Forsyth D, Ciofi C, Jessop TS (2012) Life-history and spatial determinants of somatic growth dynamics in Komodo dragon populations. *Plos One* 7: e45398.
- Lemm JM, Edwards MS, Grant TD, Alberts AC (2004) Comparison of growth and nutritional status of juvenile Komodo monitors (*Varanus komodoensis*) maintained on rodent or poultry-based diets. *Zoo Biol.* 23: 239-252.

- Lindenfors P, Tullberg BS, Biuw M (2002) Phylogenetic Analyses of Sexual Selection and Sexual Size Dimorphism in Pinnipeds. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 52: 188-193
- Lindenfors P, Gittleman JG, Jones KE (2007) Sexual size dimorphism in mammals. In: *Sex, size and gender roles: evolutionary studies of sexual size dimorphism*, p. 16–26. Fairbairn DJ, Blanckenhorn WU, Székely T, Eds. Oxford, Oxford University Press.
- Losos JB (2009) *Lizards in an evolutionary tree. Ecology and adaptive radiation of Anoles.* London, University of California Press.
- Luiselli L (1996) Individual success in mating balls of the grass snake, *Natrix natrix*: size is important. *J. Zool.* 239: 731-740.
- Madden JR (1974) Female territoriality in a Suffolk County, Long Island, population of *Glaucomys volans*. *J. Mammal.* 55: 647-652.
- Martin TE (1996) Life history evolution in tropical and south temperate birds: what do we really know? *J. Avian Biol.* 27:263–272.
- Mayes PJ, Bradshaw SD, Bradshaw FJ (2005) Successfully determining the sex of adult *Varanus mertensi* (Reptilia: Varanidae) using a combination of both hemipenile eversion and the ratio of androgens: estradiol in plasma. *Ann. NY Acad. Sci.* 1040: 402-405.
- McCoid MJ (1993) Reproductive output in captive and wild mangrove monitors (*Varanus indicus*). *Varanews* 3: 4.
- McCoid MJ, Hensley RA (1991) Mating and combat in *Varanus indicus*. *Herpetological Review* 22: 16-17.
- McCoid MJ, Witteman GJ (1993) *Varanus indicus* diet (mangrove monitor). *Herpetological Review* 25: 60-61.
- Monnet JM, Cherry MI (2002) Sexual size dimorphism in anurans. *Proc. R. Soc. B* 269: 2301–2307.
- Morand S, Legendre P, Gardner SL, Hugot J-P (1996) Body size evolution of oxyurid (Nematoda) parasites: the role of hosts. *Oecologia* 107: 274-282.
- Mouton P le FN, van Wyk JH (1993) Sexual dimorphism in cordylid lizards: a case study of the Drakensberg crag lizard, *Pseudocordylus melanotus*. *Can. J. Zool.* 71: 1715-1723.
- Mueller HC (1990) The evolution of reversed sexual dimorphism in size in monogamous species of birds. *Biol. Rev.* 65:553–585.
- Nijhout HF, Emlen DJ (1998) Competition among body parts in the development and evolution of insect morphology. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 95: 3685–3689.

- Norman MD, Paul D, Finn J, Tregenza T (2002) First encounter with a live male blanket octopus: the world's most sexually size-dimorphic large animal. *New Zeal. J. Mar. Fresh.* 36: 733-736.
- Oakes EJ (1992) Lekking and the Evolution of Sexual Dimorphism in Birds: Comparative Approaches. *Am. Nat.* 140: 665-684.
- Olsson M, Madsen T (1995) Female choice on male quantitative traits in lizards – why is it so rare. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 36: 179-184.
- Olsson M, Wapstra E, Madsen T, Silverin B (2000) Testosterone, ticks, and travels: a test of the immunocompetence-handicap hypothesis in freeranging male sand lizards. *Proc. R. Soc. B* 267: 2339–2343.
- Olsson M, Shine R, Wapstra E, Ujvari B, Madsen T (2002) Sexual dimorphism in lizard body shape: the roles of sexual selection and fecundity selection. *Evolution* 56: 1538-1542.
- O'Neill KM (1985) Egg size, prey size and sexual size dimorphism in digger wasps (Hymenoptera: Sphecidae). *Can. J. Zool.* 63:2187 – 2193.
- O'Riain MJ, Jarvis JUM, Alexander R, Buffenstein R, Peeters C (2000) Morphological castes in a vertebrate. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 97: 13194-13197.
- Owens IPF, Hartley IR (1998) Sexual dimorphism in birds: why are there so many different forms of dimorphism? *Proc. R. Soc. B* 265:397–407.
- Partridge L, Barrie B, Fowler K, French V (1994) Evolution and development of body size and cell size in *Drosophila melanogaster* in response to temperature. *Evolution* 48:1269–1276.
- Patterson HD (1956) A simple method for fitting an asymptotic regression curve. *Biometrics* 12: 323-329.
- Payne AP, Swanson H (1970) Agonistic behavior between pairs of hamsters of the same and opposite sex in a neutral observation area. *Behaviour* 36: 259-269.
- Pearson D, Shine R, Williams A (2002) Geographic variation in sexual size dimorphism within a single snake species (*Morelia spilota*, Pythonidae). *Oecologia* 131:418–426.
- Pérez-Barbería FJ, Gordon IJ, Pagel M (2002) The origins of sexual dimorphism in body size in ungulates. *Evolution* 56:1276–1285.
- Philipp KM (1999) Niche partitioning of *Varanus doreanus*, *V. indicus* and *V. jobiensis* in Irian Jaya: Preliminary results. *Mertensiella* 11: 307-316.
- Pianka ER (1995) Evolution of body size: varanid lizards as a model system. *Am. Nat.* 146:398–414.

- Pianka ER, King DR, King RA (2004) *Varanoid lizards of the world*. Bloomington, Indiana University Press.
- Pietsch TW (2005) Dimorphism, parasitism, and sex revisited: modes of reproduction among deep-sea ceratioid anglerfishes (Teleostei: Lophiiformes). *Ichthyol. Res.* 52: 207–236.
- Polák J, Frynta D (2009) Sexual size dimorphism in domestic goats, sheep and their wild relatives. *Biol. J. Linn. Soc.* 98:872–883
- Polák J, Frynta D 2010. Patterns of sexual size dimorphism in cattle breeds support Rensch's rule. *Evol. Ecol.* 24:1255–1266.
- Prestt L (1971) An ecological study of the viper *Vipera berus* in southern Britain. *J. Zool. (Lond.)* 164:373-418
- Price TD (1984) The evolution of sexual size dimorphism in Darwin's finches. *Am. Nat.* 123: 500-518.
- Radder RS, Shanbhaf BA, Saidapur SK (2001) Ontogeny of sexual size dimorphism in the tropical garden lizard, *Calotes versicolor* (Daud.) *J. Herpetol.* 35: 156-160.
- Raihani G, Székely T, Serrano-Meneses MA, Pitra C, Goriup P (2006) The influence of sexual selection and male agility on sexual size dimorphism in bustards (Otididae). *Anim. Behav.* 71: 833–838.
- Ralls K (1976) Mammals in which females are larger than males. *Q. Rev. Biol.* 51: 245–276.
- Rasa A (1972) Aspects of social organization in captive dwarf mongooses. *J. Mammal.* 53: 181-185.
- Remeš V, Székely T (2010) Domestic chickens defy Rensch's rule: sexual size dimorphism in chicken breeds. *J. Evol. Biol.* 23: 2754-2759.
- Rensch B (1960) *Evolution above the species level*. New York, Columbia University Press
- Abouheif E, Fairbairn DJ (1997) A comparative analysis of allometry for sexual size dimorphism: assessing Rensch's rule. *Am. Nat.* 149: 540-562.
- Rice DW, Wolman AA (1971) The life history and ecology of the Gray whale (*Eschrichtius robustus*). American Society of Mammalogists, Special Publication No. 3, Lawrence, Kansas
- ex Ralls K (1976) Mammals in which females are larger than males. *Q. Rev. Biol.* 51: 245–276.
- Ricklefs RE (1968) Patterns of growth in birds. *Ibis* 110:420-451.
- Rodríguez-Robles JA (2002) Feeding ecology of North American gopher snakes (*Pituophis catenifer*, Colubridae), *Biol. J. Linn. Soc.* 77: 165–183.

- Roff DA (2002) Life history evolution. Sunderland, Sinauer Associates ex Zhang L, Lu X (2013) Sexual size dimorphism in anurans: ontogenetic determination revealed by an across-species comparison. *Evol. Biol.* 40:84–91.
- Sachser N, Schwarz-Weig E, Keil A, Epplen JT (1999) Behavioural strategies, testis size, and reproductive success in two caviomorph rodents with different mating systems. *Behaviour* 136: 1203–1217.
- Serrano-Meneses MA, Cordoba-Aguilar A, Azpilicueta-Amorin M, Gonzalez-Soriano E, Székely T (2008) Sexual selection, sexual size dimorphism and Rensch's rule in Odonata. *J. Evol. Biol.* 21: 1259–1273.
- Shine R (1979) Sexual selection and sexual dimorphism in the Amphibia. *Copeia* 1979: 297–306.
- Shine R (1986) Food habits, habitats and reproductive biology of four sympatric species of varanid lizards in tropical Australia. *Herpetologica* 42: 346-360.
- Shine R (1988) The evolution of large body size in females: A critique of Darwin's "Fecundity Advantage" model. *Am. Nat.* 131: 124-131.
- Shine R (1990) Proximate determinants of sexual differences in adult body size. *Am. Nat.* 135: 278-283.
- Shine R (1994) Sexual size dimorphism in snakes revisited. *Copeia* 2:326-346.
- Shine R (2000) Vertebral numbers in male and female snakes: the roles of natural, sexual and fecundity selection. *J. Evol. Biol.* 13: 455-465.
- Shine R, Keogh S, Doughty P, Giragossyan H (1998) Costs of reproduction and the evolution of sexual dimorphism in a 'flying lizard' *Draco melanopogon* (Agamidae). *J. Zool.* 246: 203-213.
- Shohoji T, Sasaki H (1987) An aspect of growth analysis of weight in Savannah baboon. II. Gender comparison by adjusting age. *Growth* 51:425-431.
- Schildger BJ, Tenhu H, Kramer M, Gerwing M, Kuchling G, Thompson G, Wicker R (1999) Comparative diagnostic imaging of the reproductive tract in monitors: Radiology-ultrasonography-coelioscopy. *Mertensiella* 11: 193-211.
- Schmidt-Nielsen K (1984) *Scaling: Why is Animal Size so Important?* New York, Cambridge University Press.
- Schoener TW, Schoener A (1978) Estimating and interpreting body-size growth in some *Anolis* lizards. *Copeia* 3: 390-405.
- Schultz ET (1993) Sexual size dimorphism at birth in *Micrometrus minimus* (Embiotocidae): a prenatal cost of reproduction. *Copeia* 1993:456-463.

- Schutz D, Taborsky M (2000) Giant males or dwarf females: what determines the extreme sexual size dimorphism in *Lamprologus callipterus*? *J. Fish Biol.* 57: 1254-1265
- Schwarzkopf L (1993) Costs of reproduction in water skinks. *Ecology* 74:1970-1981.
- Slatkin M (1984) Ecological Causes of Sexual Dimorphism. *Evolution* 38:622-630.
- Smith GR, Lemos-Espinal JA, Ballinger RE (1997) Sexual dimorphism in two species of knob-scaled lizards (genus *Xenosaurus*) from Mexico. *Herpetologica* 53:200-205.
- Smith JG, Brook BW, Griffiths AD, Thompson GG (2007) Can morphometrics predict sex in varanids? *J. Herpetol.* 41: 133-140.
- Smith JG, Christian K, Green B (2008) Physiological ecology of the mangrove-dwelling varanid *Varanus indicus*. *Physiol. Biochem. Zool.* 81: 561–569.
- Smith RJ, Cheverud JM (2002) Scaling of sexual dimorphism in body mass: A phylogenetic analysis of Rensch's rule in primates. *Int. J. Primatol.* 23:1095-1135.
- Sneddon LU, Huntingford FA, Taylor AC (1997) Weapon size versus body size as a predictor of winning in fights between shore crabs, *Carcinus maenas* (L.). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 41:237–242.
- Sorci G, Morand S, Hugot JP (1997) Host-parasite coevolution: comparative evidence for covariation of life history traits in primates and oxyurid parasites. *Proc. R. Soc. B* 264: 285-289.
- Stamps JA (1993) Sexual size dimorphism in species with asymptotic growth after maturity. *Biol. J. Linn. Soc.* 50: 123-145.
- Starostová Z, Kratochvíl L, Frynta D (2005) Dwarf and giant geckos from the cellular perspective: the bigger the animal, the bigger its erythrocytes? *Funct. Ecol.* 19:744–749.
- Starostová Z, Kratochvíl L, Flajšhans M (2008) Cell size does not always correspond to genome size: phylogenetic analysis of genome size in eublepharid geckos. *Zoology* 111:377–384.
- Starostová Z, Kubička L, Konarzewski M, Kozłowski J, Kratochvíl L (2009) Cell size but not genome size affects scaling of metabolic rate in eyelid geckos. *Am. Nat.* 174: 100-105.
- Stearns SC (1992) *The evolution of life histories.* Oxford, Oxford University Press.
- Starostová Z, Konarzewski M, Kozłowski J, Kratochvíl L (2013) Ontogeny of metabolic rate and red blood cell size in eyelid geckos: species follow different paths. *PLoS ONE* 8(5): e64715.

- Stephens PR, Wiens JJ (2009) Evolution of sexual size dimorphism in emydid turtles: ecological dimorphism, Rensch's rule, and sympatric divergence. *Evolution* 63: 910–925.
- Stevenson RD, Hill MF, Bryant PJ (1995) Organ and cell allometry in Hawaiian *Drosophila*: how to make a big fly. *Proc. R. Soc. B* 259:105–110.
- Storz JF, Balasingh J, Bhat HR, Nathan PT, Doss DPS, Prakash AA, Kunz TH (2001) Clinal variation in body size and sexual dimorphism in an Indian fruit bat, *Cynopterus sphinx* (Chiroptera: Pteropodidae). *Biol. J. Linn. Soc.* 72: 17–31.
- Stuart-Fox D (2009) A test of Rensch's rule in dwarf chameleons (*Bradypodion* spp.), a group with female-biased sexual size dimorphism. *Evol. Ecol.* 23: 425–433.
- Stutchbury BJM, Morton ES (2001) Behavioral ecology of tropical birds. San Diego, Academic Press.
- Swanson HH (1967) Effects of pre- and post-pubertal gonadectomy on sex differences in growth, adrenal, and pituitary weights of hamsters. *J. Endocrinol.* 39: 555-564.
- Székely T, Reynolds JD, Figuerola J (2000) Sexual size dimorphism in shorebirds, gulls, and alcids: the influence of sexual and natural selection. *Evolution* 54:1404-1413
- Székely T, Freckleton RP, Reynolds JD (2004) Sexual selection explains Rensch's rule of size dimorphism in shorebirds. *P. Natl. Acad. Sci. USA* 101: 12224-12227
- Thompson GG, Withers PC, Thompson SA (1992) The combat ritual of two monitor lizards, *Varanus caudolineatus* and *Varanus gouldii*. *W. Austr. Naturalist* 19: 21-25.
- Thompson GG, Withers PC (1997) Comparative morphology of western Australian varanid lizards (Squamata: Varanidae). *J. Morphol.* 233: 127-152.
- Thompson GG (2002) The feasibility of using body proportions in Western Australian varanids (*Varanus*) as a method for determining a specimens's sex. *Records of the Western Australian Museum* 20: 437-439.
- Tokarz RR (1995) Mate Choice in Lizards: A Review. *Herpetol. Monogr.* 9:17-40.
- Trivers RL (1972) Parental investment and sexual selection. In: *Sexual selection and the descent of man: 1871-1971*, p. 136-179. Campbell MC, Ed., Chicago, IL Aldine.
- Twigg CL (1965) Studies of *Holochilus sciureus berbicensis*, a cricetine rodent from the coastal region of British Guiana. *P. Zool. Soc. Lond.* 145:263-283.
- Vial LJ, Stewart JR (1989) The manifestation and significance of sexual dimorphism in anguid lizards: a case study of *Barisia monticola*. *Can. J. Zool.* 67: 68-72.
- Vitousek MN, Mitchell MA, Woakes AJ, Niemack MD, Wikelski M (2007) High Costs of Female Choice in a Lekking Lizard. *PLoS ONE* 2(6): e567.

- Vitt LJ (1986) Reproductive tactics of sympatric gekkonid lizards with a comment on the evolutionary and ecological consequences of invariant clutch size. *Copeia* 1986:773–786.
- Vitt LJ, Colli GR (1994) Geographical ecology of a Neotropical lizard – *Ameiva ameiva* (Teiidae) in Brazil. *Can. J. Zool.* 72: 1986-2008.
- van Voorhies WA (1996) Bergmann size clines: a simple explanation for their occurrence in ectotherms. *Evolution* 50:1259–1264.
- Walker SPW, McCormick MI (2004) Otolith-check formation and accelerated growth associated with sex change in a harem reef fish. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 266: 201-212.
- Walker SPW, McCormick MI (2009a) Fish ears are sensitive to sex change. *Biol. Lett.* 5: 73-76.
- Walker SPW, McCormick MI (2009b) Sexual selection explains sex-specific growth plasticity and positive allometry for sexual size dimorphism in a reef fish. *Proc. R. Soc. B* 276: 3335-3343.
- Ware DM (1980) Bioenergetics of stock and recruitment. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 37: 1012-1024.
- Warner RR (1975) The adaptive significance of hermaphroditism in animals. *Am. Nat.* 109: 61.
- Warner RR (1988) Sex change in fishes: hypotheses, evidence, and objections. *Environ. Biol. Fishes* 22: 81-90.
- Webb TJ, Freckleton RP (2007) Only half right: species with female-biased dimorphism consistently break Rensch's rule. *PLoS ONE* 2007: 1–10.
- Webster MS (1992) Sexual dimorphism, mating system, and body size in New World blackbirds (Icterinae). *Evolution* 46: 1621–1641.
- Weijola VSA, Sweet SS (2010) A new melanistic species of monitor lizard (Reptilia: Squamata: Varanidae) from Sanana Island, Indonesia. *Zootaxa* 2434: 17–32.
- Wells KD (2007). *The ecology and behavior of amphibians*. Chicago, University of Chicago Press.
- West GB, Brown JH, Enquist BJ (1997) A general model for the origin of allometric scaling laws in biology. *Science* 276:122–126.
- West GB, Brown JH, Enquist BJ (2001) A general model for ontogenetic growth. *Nature* 413:628–631.

- Wiens JJ, Hutter CR, Mulcahy DG, Noonan BP, Townsend TM, Sites Jr JW, Reeder TW (2012) Resolving the phylogeny of lizards and snakes (Squamata) with extensive sampling of genes and species. *Biol. Lett.* 8: 1043–1046.
- Wikelski M, Trillmich F (1997) Body size and sexual size dimorphism in marine iguanas fluctuate as a result of opposing natural and sexual selection: An island comparison. *Evolution* 51: 922-936.
- Wikramanayake ED, Dryden GL (1988) The reproductive ecology of *Varanus indicus* on Guam. *Herpetologica* 44: 338–344.
- Winsor CP (1932) The Gompertz curve as a growth curve. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 18: 1–8.
- Woodley SK, Moore MC (1999) Ovarian hormones influence territorial aggression in free-living female mountain spiny lizards. *Horm. Behav.* 35:205–214.
- Woolbright LL (1983) Sexual selection and size dimorphism in anuran Amphibia. *Am. Nat.* 121:110-119.
- Woolbright LL (1989) Sexual dimorphism in *Eleutherodactylus coqui*: selection pressures and growth rates. *Herpetologica* 45: 68-74.
- Young KA (2005) Life-history variation and allometry for sexual size dimorphism in Pacific salmon and trout. *Proc. R. Soc. B* 272: 167-172.
- Yurewicz KL, Wilbur HM (2004) Resource availability and costs of reproduction in the salamander *Plethodon cinereus*. *Copeia* 2004: 28-36.
- Zhang L, Lu X (2013a) Sexual size dimorphism in anurans: ontogenetic determination revealed by an across-species comparison. *Evol. Biol.* 40:84–91.
- Zhang L, Lu X (2013b) Ontogenetic mechanisms underlying sexual size dimorphism in Urodele amphibians: An across-species approach. *Current Zoology* 59: 142–150.
- Ziegler T, Böhme W (1997) Genitalstrukturen und Paarungsbiologie bei squamaten Reptilien, speziell den Platynota, mit Bemerkungen zur Systematik. *Mertensiella* 8:1–207.
- Ziegler T, Schmitz A, Koch A, Böhme W (2007) A review of the subgenus *Euprepriosaurus* of *Varanus* (Squamata: Varanidae): morphological and molecular phylogeny, distribution and zoogeography, with an identification key for the members of the *V. indicus* and the *V. prasinus* species groups. *Zootaxa* 1472: 1-28.

3 A test of Rensch's rule in varanid lizards

Petra Frýdlová, Daniel Frynta

Biological Journal of the Linnean Society (2010) 100:293-306

copyright

copyright

copyright

copyright

copyright

copyright

copyright

copyright

copyright

copyright

copyright

copyright

copyright

copyright

4 Is body shape of mangrove-dwelling monitor lizards (*Varanus indicus*, *Varanidae*) sexually dimorphic?

Petra Frýdlová, Petr Velenský, Olga Šimková, Veronika Cikánová, Jan Hnízdo, Ivan
Rehák Daniel Frynta

Amphibia-Reptilia (2011) 32:27-37

copyright

copyright

copyright

copyright

copyright

copyright

copyright

copyright

copyright

copyright

copyright

5 Morphological characteristics of blood cells in monitor lizards: is erythrocyte size linked to actual body size?

Petra Frýdlová, Jan Hnízdo, Lenka Chylíková, Olga Šimková, Veronika Cikánová,
Petr Velenský, Daniel Frynta

Integrative Zoology (2013) S1:39-45

copyright

copyright

copyright

copyright

copyright

copyright

copyright

6 Easy life of males? Indirect evidence that growth is easier than egg production in mangrove-dwelling monitor lizards (*Varanus indicus*)

Petra Frýdlová, Jan Hnízdo, Petr Velenský, Olga Šimková, Veronika Cikánová, Lenka Chylíková, Daniel Frynta

Submitted to Acta Herpetologica

copyright

copyright

copyright

copyright

copyright

copyright

copyright

copyright

copyright

copyright

copyright

copyright

copyright

copyright

copyright

copyright

copyright

copyright

copyright

copyright

copyright

copyright

copyright

copyright

copyright

copyright

copyright

7 Závěr

Předložená dizertační práce se věnuje problematice pohlavního dimorfismu u skupiny Varanidae.

Dosažené výsledky se dají shrnout následovně:

- U skupiny Varanidae jsme ověřili validitu Renschova pravidla a zmapovali evoluci pohlavní dvojtvárnosti ve velikosti (Sexual Size Dimorphism – SSD).
- SSD lze u varanů nejlépe vysvětlit samotnou velikostí zvířete, studované ultimátní ani proximátní příčiny se neukázaly být vhodnými vysvětlujícími faktory pro evoluci SSD u varanů.
- Varan mangrovový je schopný velmi rychlého růstu, rozdílnou délkou růstu samců a samic vzniká nápadný velikostní dimorfismus.
- Naproti tomu tvarová dvojtvárnost je jen velmi slabě vyvinuta. Samice mají relativně větší délku břicha, což koresponduje s teorií o fekunditní selekci. Samci mají relativně větší rozměr „paží“, což může souviset s výskytem rituálních soubojů a působícím pohlavním výběrem. I přes malé rozdíly ve tvaru těla se tvarová dvojtvárnost projevuje na těle varanů právě v rozměrech, na kterých jsme očekávali působení selekčních tlaků.
- Investice samců do růstu a samic do reprodukce jsou srovnatelné stejně jako množství přijaté potravy. I přes to však samice vykazují horší hodnoty tělesné kondice a biochemických parametrů krve. Je to pravděpodobně z důvodu větší nákladnosti investic do reprodukce oproti růstu.
- Hematologické parametry krve naznačují, že velikost erytrocytů je na vnitrodruhové úrovni v rámci ontogeneze pozitivně korelovaná s hmotností zvířete. Toto zjištění podporuje výzkumy z posledních let, kdy se ukazuje, že velikost erytrocytů nemusí být jen druhově specifická a neměnná.

8 Pár slov pod čarou

Sledováním biologie jednoho druhu varana se nakonec podařilo získat poměrně zajímavé výsledky, které se ukázaly být publikovatelné v recenzovaných časopisech. Obávám se, že stejně jako mnoho jiných prací, i tyto zapadnou do přeplněných polic o pohlavní dvojtvárnosti. Avšak já jsem se, doufám, mnohé naučila a využiji to v mém budoucím bádání.

Jsem ráda, že bylo možné použít různé metody a přístupy a aplikovat moderní přístroje, což činilo celou práci zábavnější. Zvířata jsme tedy fotografovali, měřili, vážili, snímky jsme analyzovali v grafických programech, využili jsme RTG, ultrazvuk, odebírali jsme vzorky krve a následně je biochemicky a hematologicky analyzovali a nezapomněli jsme ani na etologii varana, kdy jsme sledovali epigamní a agonistické chování. Data pak byla vyhodnocena moderními statistickými metodami, někdy bylo potřeba data ošetřit s ohledem na fylogenetickou závislost, jindy jsme se marně snažili odčerpat vliv velikosti.

Musím říct, že mě práce s varany a tato tematika velmi bavila. Moc doufám, že se mi ještě někdy naskytne podobná příležitost a hlavně časové možnosti dovolí zase si někdy „hrát“ s podobnými plazy a pít se po detailech z jejich života.

9 Příloha 1

Následující rukopis jako celek výslovně není součástí vlastní dizertační práce. Protože však na tuto práci tématicky i věcně navazuje, je zařazen do přílohy, a to výhradně pro dokreslení širších výsledků projektu a související publikační činnosti autorky.

Ontogeny of the sexual size dimorphism in monitor lizards: males grow for a longer period but not at a faster rate

Daniel Frynta, Petra Frýdlová, Jan Hnízdo, Olga Šimková, Veronika Cikánová, Petr Velenský

Zoological Science (2011) 27:917-923

copyright

copyright

copyright

copyright

copyright

copyright

copyright

copyright

10 Příloha 2

Následující rukopis jako celek výslovně není součástí vlastní dizertační práce. Protože však na tuto práci tématicky i věcně navazuje, je zařazen do přílohy, a to výhradně pro dokreslení širších výsledků projektu a související publikační činnosti autorky.

Nitrotělní masy u varana mangrovového (*Varanus indicus*) - tři případy, tři příčiny

Jan Hnízdo, Daniel Frynta, Petra Frýdlová, Lenka Adlerová, Lenka Chylíková

Veterinární lékař (2010) 8:153-159

copyright

copyright

copyright

copyright

copyright

copyright

copyright