

Česká zemědělská univerzita v Praze

Fakulta agrobiologie, potravinových a přírodních zdrojů

Katedra zoologie a rybářství



**Fakulta agrobiologie,
potravinových a přírodních zdrojů**

Antipredační strategie ještěrů

Bakalářská práce

Autor: Denisa Štemberová

Obor studia: Chov zájmových zvířat

Vedoucí práce: Ing. Štěpán Kubík, Ph.D.

© 2024 ČZU v Praze

Čestné prohlášení

Prohlašuji, že svou bakalářskou práci "Antipredační strategie ještěrů" jsem vypracovala samostatně pod vedením vedoucího bakalářské práce a s použitím odborné literatury a dalších informačních zdrojů, které jsou citovány v práci a uvedeny v seznamu literatury na konci práce. Jako autorka uvedené bakalářské práce dále prohlašuji, že jsem v souvislosti s jejím vytvořením neporušil autorská práva třetích osob.

V Praze dne 24. 4. 2024

Poděkování

Ráda bych touto cestou poděkovala vedoucímu mé bakalářské práce, panu Ing. Štěpánu Kubíkovi, Ph.D. za jeho cenné vedení, odborné rady, vstřícnost a trpělivost během celého procesu. Děkuji autorům vědeckých publikací, ze kterých jsem při psaní této literární rešerše čerpala. Rovněž bych chtěla vyjádřit vděk své rodině, která mi poskytovala neustálou podporu a pochopení během náročných fází studia.

Antipredační strategie ještěřů

Souhrn

Bakalářská práce se zaměřovala na antipredační strategie ještěřů, tedy na mechanismy, které tyto živočichové využívají k ochraně a obraně před predátory. Cílem práce bylo vytvořit ucelený přehled běžně používaných obranných strategií ještěřů a dále se podrobněji zaměřit na unikátní antipredační mechanismy vybraných taxonomických skupin.

Literární rešerše byla rozčleněna do 5 hlavních kapitol: kapitola 3.1 popisovala fylogenezi a taxonomii podřádu ještěři. Kapitola 3.2 se věnovala definicím predace a skupinám živočichů, které na ještěrech predují. Následující kapitoly se zabývaly přímo antipredačními strategiemi. Kapitola 3.3 se věnovala morfologickým a fyziologickým antipredačním strategiím, jako je např. kaudální autotomie, krypte, aposematismus, jedy nebo obrnění těla. Kapitola 3.4 se zaměřovala na behaviorální obranu před predátory. Do této kapitoly byla zařazena témata jako např. sdružování se do skupin, agresivní projevy nebo thanatóza. Kapitola 3.5 byla rozčleněna do 10 podkapitol, přičemž se každá zaměřovala na jinou skupinu ještěřů. Nejdříve byly popsány antipredační mechanismy 5 různých rodů (*Strophurus*, *Bradypodion*, *Phrynosoma*, *Uroplatus*, *Tiliqua*), dále 5 různých druhů (*Chlamydosaurus kingii*, *Intellagama lesueurii*, *Moloch horridus*, *Ouroborus cataphractus* a *Norops meridionalis*).

Obrana ještěřů před predátory je fascinujícím příkladem adaptace na životní podmínky. Jejich mechanismy jsou důmyslné, vyvíjené jako odpověď na predací tlak a podmínky prostředí. Antipredační mechanismy se vyznačují obrovskou variabilitou a mohou se lišit v závislosti na typu nejčastějších predátorů, obývaném prostředí nebo biologii jednotlivých taxonů. Přizpůsobení a obranné strategie nejsou pouze klíčové pro přežití ještěřů, ale i pro mnoho dalších živočichů, kteří jsou potenciální kořistí pro predátory. Zvířata žijící v různých biotopech čelí odlišným predacím tlakům, což vyžaduje jejich adaptaci pro přežití a následnou reprodukci za účelem přenosu jejich genů do další generace. Některé antipredační mechanismy jsou sdíleny mezi různými taxonomickými skupinami ještěřů, a dá se říci, že jsou pro ještěry jakožto skupinu charakteristické. Jedná se zejména o kaudální autotomii. Jiné antipredační mechanismy jsou specifické pro určité rody, v některých případech dokonce druhy. Příkladem jsou ropušníci (*Phrynosoma* spp.), kteří používají k obraně před predátory krev vystřikující z očí. Existují rovněž obranné mechanismy, které se u různých nepříbuzných skupin vyvinuly nezávisle na sobě. Jsou tedy výsledkem konvergentní evoluce, kdy nepříbuzné taxony žijí obdobným způsobem života, čelí stejným typům predátorů nebo obývají podobné biotopy. V závislosti na tom dochází u nepříbuzných taxonů k vývoji podobných nebo stejných antipredačních strategií, protože se ukázaly jako nejúčinnější a nejvýhodnější. Jako příklad mohou sloužit agamovití ještěři rodu *Draco* a některé skupiny gekonů, u nichž se vyvinula schopnost plachtění.

Klíčová slova: obrana, ještěři, antipredační strategie, obranný mechanismus, predace

Antipredation strategies of lizards

Summary

The bachelor thesis focused on the antipredation strategies of lizards, id est the mechanisms that these animals use to protect and defend themselves from predators. The aim of the thesis was to create a comprehensive overview of commonly used defense strategies of lizards and furthermore to focus in more detail on the unique antipredation mechanisms of selected taxonomic groups.

The literature research was divided into 5 main chapters: chapter 3.1 described the phylogeny and taxonomy of the lizards suborder. Chapter 3.2 dealt with definitions of predation and groups of animals that predate lizards. Subsequent chapters dealt directly with antipredation strategies. Chapter 3.3 dealt with morphological and physiological antipredation strategies, such as caudal autotomy, crypsis, aposematism, venoms or body armour. Section 3.4 focused on behavioural defences against predators. Topics such as grouping, aggressive displays or thanatosis were included in this chapter. Chapter 3.5 was divided into 10 subchapters, each focusing on a different group of lizards. First, the antipredation mechanisms of 5 different genera (*Strophurus*, *Bradypodion*, *Phrynosoma*, *Uroplatus*, *Tiliqua*), further 5 different species (*Chlamydosaurus kingii*, *Intellagama lesueurii*, *Moloch horridus*, *Ouroborus cataphractus* a *Norops meridionalis*) were described.

The defence of lizards against predators is a fascinating example of adaptation to living conditions. Their mechanisms are sophisticated, evolved in response to predation pressure and environmental conditions. Anti-predation mechanisms are characterized by enormous variability and can vary depending on the type of predator most common, the environment inhabited or the biology of individual taxa. Adaptation and defence strategies are not only crucial for the survival of lizards, but also for many other animals that are potential prey for predators. Animals living in different habitats face different predation pressures, requiring adaptation for survival and subsequent reproduction to pass on their genes to the next generation. Some antipredation mechanisms are shared between different lizard taxonomic groups and can be said to be characteristic of lizards as a group. In particular, caudal autotomy. Other antipredatory mechanisms are specific to certain genera, in some cases even species. An example is the horned lizard (*Phrynosoma* spp.), which use blood spurting from the eyes to defend itself from predators. There are also defence mechanisms that have evolved independently in different unrelated groups. They are therefore the result of convergent evolution, where unrelated taxa live similar lifestyles, face the same types of predators or inhabit similar habitats. Depending on this, unrelated taxa evolve similar or identical anti-predation strategies because they have proven to be the most effective and advantageous. Examples include the agamid lizards of the genus *Draco* and some groups of geckos that have evolved the ability to glide.

Keywords: defense, lizards, antipredation strategies, defense mechanism, predation

Obsah

1. Úvod.....	1
2. Cíl práce	2
3. Literární rešerše	3
3.1 Fylogeneze a taxonomie ještěřů	3
3.2 Predace a predátoři ještěřů	4
3.3 Morfologické a fyziologické antipredační strategie ještěřů	5
3.3.1 Kaudální autotomie.....	5
3.3.2 Integumentární autotomie.....	8
3.3.3 Kornifikace šupin.....	9
3.3.4 Obrnění	9
3.3.5 Mímeze	10
3.3.6 Krypse.....	10
3.3.7 Aposematismus.....	12
3.3.8 Jedy a jiné obranné látky	13
3.3.9 Polymorfismus ve zbarvení	14
3.4. Behaviorální antipredační strategie ještěřů	15
3.4.1 Pohybový únik	15
3.4.2 Sdružování se do skupin	17
3.4.3 Agresivní projevy	19
3.4.4 Thanatóza.....	20
3.4.5 Orální zvuková produkce.....	22
3.4.6 Opatření proti predaci vaječných snůšek	25
3.5 Vybrané rody a druhy ještěřů a jejich unikátní antipredační strategie ...	26
3.5.1 Rod <i>Strophurus</i>	26
3.5.2 Rod <i>Bradypodion</i>	27
3.5.3 Rod <i>Phrynosoma</i>	30
3.5.4 Rod <i>Uroplatus</i>	32
3.5.5 Rod <i>Tiliqua</i>	33
3.5.6 Druh <i>Chlamydosaurus kingii</i>	34
3.5.7 Druh <i>Intellagama lesueurii</i>	36
3.5.8 Druh <i>Moloch horridus</i>	37
3.5.9 Druh <i>Ouroborus cataphractus</i>	38
3.5.10 Druh <i>Norops meridionalis</i>	39
4. Závěr.....	41
5. Literatura	42
Samostatné přílohy	I

1. Úvod

Ještěři se běžně stávají kořistí nejrůznějších predátorů z říše obratlovců i bezobratlých živočichů. Proto se u nich vyvinula široká škála antipredačních strategií, které zvyšují jejich šance na úspěšné přežití (Miranda et al. 2022).

Obrana před predátory zahrnuje 2 úrovně strategií, které jsou běžně označovány jako primární (také pasivní) a sekundární (také aktivní) obrana. Cílem primární obrany je zabránit detekci nebo zájmu predátora. Jedná se o obranu jako je aposematické zbarvení, krypse, nepohyblivost nebo zdržování se v úkrytu. Sekundární obrana se uplatňuje po tom, co byla kořist predátorem objevena a bylo na ni zaútočeno. Jejím cílem je zabránit predátorovi v útoku. Do této úrovně je zařazována obrana jako je plašení (např. škrábání nebo kousání), mrskání tělem nebo ocasem, kloakální výtok, vokalizace nebo autotomie ocasu (Miranda et al. 2022).

Antipredační strategie je možno rozdělit také na morfologické, fyziologické a behaviorální (Kavaliers & Choleris 2001). V rámci morfologických obranných struktur je rozlišována např. přítomnost ostnů, rohů, pancířů, nebo specifická morfologie těla (Tollrian & Harvell 1999), jenž zahrnuje např. rozšíření hlavy či prodloužení jazyka (Greene 1988). Mezi fyziologické antipredační mechanismy lze zařadit např. toxiny (Kavaliers & Choleris 2001). Behaviorální obranné mechanismy, známé též jako antipredační chování, představují odpověď na hrozbu predace. Je to jeden z nejvýznamnějších, ale i nejnebezpečnějších behaviorálních projevů. V případě chybovosti vykazuje toto chování nejvyšší míru potenciálního nebezpečí. Jak již bylo zmíněno, antipredační strategie mohou být rozděleny na primární a sekundární obranu. Toto rozdělení lze aplikovat také na samotné antipredační chování (Caro 2005).

Pasivní antipredační chování představuje snahu vyvarovat se objevení predátorem a v nepříznivém případě následně uniknout (Caro 2005). Pohybuje se v rozmezí od okamžitých únikových aktivit, jako je např. útěk, úkryt nebo „zamrznutí“, až po dlouhodobé taktiky, mezi které je řazeno např. vyhýbání se nebezpečným stanovištím nebo omezení aktivity v určitou denní dobu. Dalšími pasivními behaviorálními mechanismy, které snižují pravděpodobnost útoku, jsou ostražitost a sdružování se do skupin (Clark 1994). Aktivní antipredační chování zahrnuje široké spektrum projevů od varování až po fyzické konfrontace s predátorem (Caro 2005).

Defenzivní neboli obranné reakce jsou běžně používané vzorce chování u většiny živočišných druhů. Protože nevhodná obranná strategie často vyvolává rychlé katastrofální následky, mohou být mnohé obranné mechanismy považovány za produkt silných selekčních tlaků, které ovlivňují zejména formu a rozsah obrany (Blanchard et al. 1990).

2. Cíl práce

Tato bakalářská práce se zaměřovala na obranné strategie, které ještěři používají proti predátorům.

Práce měla z dostupných literárních zdrojů vytvořit přehled běžně používaných antipredačních strategií ještěřů a dále se specificky zaměřit na vybrané rody a druhy, jenž se vyznačují jedinečnou obranou proti predaci.

3. Literární rešerše

3.1 Fylogeneze a taxonomie ještěřů

Ještěři (Sauria, též Lacertilia) tradičně bývali podřadem spadajícím do řádu šupinatí (Squamata). Do tohoto řádu se mimo ještěry řadily další dvě skupiny: hadi (Serpentes) a dvouplazi (Amphisbaenia). Kladistické analýzy však odhalily umělé vytyčení těchto taxonů. Příslušné kladogramy ukázaly na parafyletický charakter ještěřů vůči hadům a dvouplazům. Řád šupinatí byl následně rozdělen na dvě sesterské skupiny: Iguania a Scleroglossa. Do skupiny Iguania se mimo agamovité (Agamidae) řadili také leguáni (Pleurodonta) a chameleonovití (Chamaeleonidae). Skupina Scleroglossa zahrnovala všechny ostatní ještěry společně s hady a dvouplazy. Nejvýznamnější diferencí mezi těmito skupinami byla odlišná morfologie jazyka a jeho úloha spočívající ve vyhledávání a příjmu potravy. Skutečnost, že ještěři nejsou monofyletickou skupinou vůči hadům a dvouplazům, následně potvrdily i molekulárně genetické studie. Tyto studie také ukázaly, že fylogenetické vztahy skupiny Squamata jsou komplexnější a členění na Iguania a Scleroglossa nebylo potvrzeno. Některé studie znovu dokládaly sesterské postavení hadů vůči ještěřům. Jiný molekulárně genetický výzkum zdůraznil evoluční význam vzniku jedového aparátu, který se dle této teorie vyvinul z dávného společného předka. Vzhledem k tomu byli šupinatí, produkující do dutiny ústní toxiny pomocí žláz, začleněni do samostatné evoluční větve zvané Toxicofera, do níž se řadí hadi, skupina Iguania a Anguimorpha. Do skupiny Anguimorpha se řadí slepýšovité (Anguinae), varanovité (Varanidae), korovcovité (Helodermatidae), varanovcovité (Lanthanotidae), krokodýlovcovité (Xenosauridae) a někteří další ještěři. Ostatní evoluční větve jsou podle rozdílných přístupů rozčleňovány do dalších taxonů, které jsou zpravidla nestejně taxonomické úrovně. Zatímco některé genetické studie podporují existenci skupiny Toxicofera, jiné její monofyletický původ neprokázaly (Moravec et al. 2015).

Jak uvádí Moravec et al. (2015), fylogeneze taxonu Squamata je stále nedořešená. Pro účely této bakalářské práce zabývající se ještěry jakožto skupinou přijímám taxonomii, která ještěry klasifikuje jako podřád parafyletické povahy spadající do řádu šupinatí.

Žijící skupiny podřádu ještěřů jsou typicky členěny do 6 infrařádů: Diploglossa, Gekkota, Iguania, Scincomorpha, Dibamia a Platynota. Rozlišujeme 38 čeledí spadajících do těchto infrařádů a zhruba 6 300 druhů patřících do těchto čeledí (Rodda 2020). Kompletní výčet čeledí je uveden v příloze č. 1.

3.2 Predace a predátoři ještěřů

Predace může být definována mnoha způsoby, ovšem nejobecněji může být popsána jako behaviorální akt, ekologický proces, nebo častěji jako určitá kombinace obojího. Predaci lze blíže charakterizovat následujícími stanověními, která se objevují napříč učebnicemi ekologie nebo jsou běžně používána. První, nejčastěji uplatňovaná definice říká, že predace nastává, když jeden organismus zabije druhý kvůli potravě. Charakteristickým rysem této definice je, že vyžaduje smrt kořisti. Z toho důvodu se k této definici neřadí parazitismus. Dle druhé interpretace k predaci dochází, když jedinci jednoho druhu požívají živé jedince jiného druhu. Odlišnost tohoto výroku od první definice spočívá ve zmírnění požadavku smrti kořisti. K této definici lze zařadit všechny druhy parazitismu. Třetí vymezení pojmu predace zní následovně: predace je proces, při kterém jedna populace získává výhody na úkor jiné. Tato definice se od předešlých odlišuje tím, že nezohledňuje typy chování a zaměřuje se pouze na ekologické výsledky procesu. Poslední charakteristika říká, že predace je jakýkoli ekologický proces, při kterém energie a hmota přechází od jednoho druhu k druhému. Tento výrok řadí mezi predátory i tzv. rozkladače (Taylor 1984).

Při psaní této bakalářské práce jsem se rozhodla přijmout první výrok, jenž predátora definuje jako zvíře, které zabije zvíře jiné za účelem potravy. Antipredační mechanismy, které jsou popsány v následujících kapitolách, jsou tedy schopnosti ještěřů sloužící jako defenzivní opatření před tímto typem predace.

Predace se skládá z několika fází, které je možno rozdělit do 2 etap. První predační etapa zahrnuje znaky související s detekcí, identifikací a zájmem o kořist. Obranné znaky, které se uplatňují v této etapě predace, většinou nebývají energeticky náročné a jedná se o již zmíněnou primární neboli pasivní obranu. Druhá etapa zahrnuje odchyt a požívání kořisti a nastává, když se predátor začne zajímat o konkrétní kořist a snaží se ji ulovit. V této fázi jsou obranné strategie často energeticky náročné a jedná se o tzv. sekundární neboli aktivní obranu, kdy se ještěři snaží predátorovi uniknout, překvapit ho, nebo ho zranit (Miranda et al. 2022).

Významnými predátory ještěřů jsou ptáci. Jedná se o lovce s převážně denní aktivitou, kteří jsou orientováni vizuálně. Z toho důvodu se u ještěřů vyvinulo mnoho obranných mechanismů, které jsou zaměřeny na predátory, jenž se při lovu spoléhají na svůj zrak. Takoví predátoři jsou zejména zmínění ptáci, ale také savci (Greene 1988). Častými predátory ještěřů jsou také ostatní plazi, jako jsou hadi, krokodýli, ale i ještěři. Nejznámějšími příklady mohou být některé druhy rodu *Varanus*, které se na jiné ještěry potravně specializují. Ačkoliv se mnoho druhů ještěřů živí bezobratlými živočichy, mohou se i oni sami stát kořistí některých dravých členovců, jako jsou pavouci, stonožky a štíři (McCormick & Polis 1982). Ryby pravděpodobně výrazně neovlivnily evoluci obranných mechanismů ještěřů, protože jen málo druhů žije ve vodním prostředí. Přesto někteří ještěři čelí silnému predačnímu tlaku velkých masožravých druhů ryb (Greene 1988). Další skupinou predátorů ještěřů jsou obojživelníci, jenž se živí ještěry jen zřídka. Jako exemplář mohou sloužit žáby rodu rohatka (*Ceratophrys*), které požívají malé druhy ještěřů (Duellman & Trueb 1986). Jen málokterá zvířata z říše savců se specializují na lov ještěřů. Avšak některé šelmy z řad psovitých a kočkovitých mohou představovat jejich významné predátory. Takoví savci obvykle preferují noční lov, při němž využívají zejména čich a sluch. Příkladem mohou být jaguáři američtí (*Panthera onca* Linné, 1758), pro které představují sezónní kořist hnízící samice leguána zeleného (*Iguana iguana* Andersson, 1900) (Greene 1988).

3.3 Morfologické a fyziologické antipredační strategie ještěřů

3.3.1 Kaudální autotomie

Autotomie ocasu neboli jeho dobrovolné odhození představuje obrannou strategii, která je u ještěřů zvláště rozšířená (Gillis & Higham 2016). Kaudální autotomie plní dvojí úlohu v ochraně ještěřů. Umožňuje jim uniknout predátorovi i po úspěšném lovu a současně s tím odhozený ocas často vykazuje schopnost vykonávat prudké a energické pohyby. Ty slouží k odvrácení pozornosti predátora a ještěř tak získává dostatek času k bezpečnému útěku (Arnold 1987).

Ocas ještěřů plní několik funkcí, včetně ukládání energetických zásob a podpory pohybu, kdy může sloužit jako protiváha a pomoc při šplhání. Kromě toho je ukazatelem sociálního postavení a hraje klíčovou roli při sexuálních interakcích. Z tohoto důvodu ještěři často projevují schopnost regenerovat amputovaný ocas (Meyer et al. 2002).

Fyziologické a morfologické mechanismy autotomie

Kaudální autotomii lze klasifikovat do 2 typů: intravertebrální a intervertebrální. Intravertebrální autotomie ocasu je závislá na fyziologických modifikacích tkání, včetně kostí, svalů a cév. Výskyt autotomního zlomení na ocasu ještěřů je omezen na specifická místa, přičemž lomná rovina prochází každým ocasním obratlem s výjimkou obratlů nejbliže ke kloace, které zůstávají nemodifikované. Tato lomná rovina probíhá příčně přes střed obratle. Prostřednictvím iniciace série svalových kontrakcí v segmentech ocasu, které obklopují lomnou rovinu, dojde k oddělení přední a zadní části obratle a v návaznosti na to k rozlomení obratle napůl. Napnutá kůže se následně roztrhne, svaly se odtrhnou od svých úponů a proces odvržení pokračuje ve zbývající kaudální tkáni, dokud není separace plně provedena. Svalové kontrakce vedoucí k autotomii jsou vysoce nervově regulovány. K zahájení autotomie není nutný vnější podnět a k odvržení ocasu stačí aktivace vnitřního nervového spouštěče. Ocas se tedy může odlomit samovolně bez nutnosti fyzického kontaktu (Clause & Capaldi 2006). Prudké a trvalé pohyby, které ocas vykazuje po jeho oddělení od těla, jsou řízeny motorickým reflexem, jenž je iniciován přerušením míchy (Bellairs & Bryant 1985). Kromě toho jsou svalová vlákna v ocase ještěřů téměř výhradně rychlého, glykolytického typu. Tato vlákna podporují mrskavé pohyby ocasu, což přispívá k větší efektivitě autotomie (Meyer et al. 2002).

Intervertebrální kaudální autotomie, vyskytující se u většiny agamovitých ještěřů, je méně běžným jevem. Oproti intravertebrální autotomii k odhození ocasu dochází mezi sousedními obratli a nejsou nutné žádné modifikace tkání. Může se uplatnit po ztrátě schopnosti intravertebrální autotomie (Clause & Capaldi 2006).

Avšak jak uvádějí Ananjeva et al. (2021), nové poznatky o morfologii a autotomii ocasu různých taxonů plazů, ale i jiných skupin, jako jsou savci a obojživelníci, vedly k potřebě tuto terminologii rozšířit a revidovat. Podle nově navržené terminologie rozlišujeme 3 typy zlomů. Prvním typem je urotomie. Tento termín zahrnuje jakýkoli typ zlomu, intervertebrální i intravertebrální. Dalším typem je autotomie jako taková, kam je zařazována pouze intravertebrální autotomie s následnou regenerací odvržené části. Posledním termínem je pseudoautotomie, což je intervertebrální, nespontánní zlom ocasu bez následné regenerace.

V této klasifikaci avšak nelze odvržení ocasu agamovitých ještěřů zařadit do žádné z výše uvedených skupin, protože intervertebrální zlomy jsou u nich následně regenerovány.

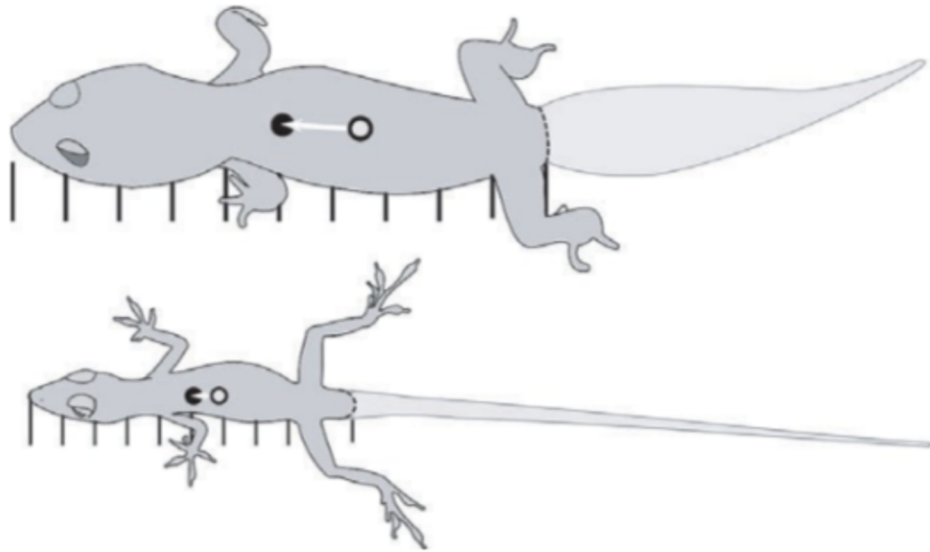
Kromě nezbytných morfologických a fyziologických adaptací, které autotomii ocasu umožňují, může ocas vykazovat další přizpůsobení. Ta přispívají ke snižování negativních dopadů autotomie, nebo zvyšují její účinnost (Clause & Capaldi 2006). Jak již bylo uvedeno, mnoho ještěřů shromažďuje značnou část svých energetických tukových zásob právě v ocase. S tímto problémem se např. scink kovový (*Niveoscincus metallicus* O'Shaughnessy, 1874) vypořádává tak, že výraznou část ocasního tuku ukládá v proximální třetině ocasu, u níž je menší pravděpodobnost vzniku autotomní zlomeniny (Chapple & Swain 2002). Jiné adaptace spočívají ve zvýšení atraktivity ocasu pro potenciální predátory. U některých druhů to je např. jasné zbarvení ocasu, nebo jeho neobvyklá délka (Cooper et al. 2004). I přes zdánlivou kontraproduktivitu nápadného ocasu, který zvyšuje pravděpodobnost detekce predátorem, je třeba zdůraznit, že současně zvyšuje šance na úspěšný únik pomocí autotomie. Přilákání pozornosti a následný útok predátora na postradatelnou část těla tak efektivně zvyšuje pravděpodobnost přežití po tom, co byl ještěř úspěšně lapen (Clause & Capaldi 2006).

Náklady spojené s autotomií a její negativní důsledky

Ačkoliv je kaudální autotomie efektivním mechanismem obrany, může mít negativní dopad na následné přežití a rozmnožování zvířat (Clause & Capaldi 2006).

Nejvýznamnější náklady souvisí s energií. U naprosté většiny druhů ještěřů, kteří svůj odhozený ocas obnovují, vyžaduje regenerace tkání významnou energetickou investici, což může nepříznivě ovlivnit růst a reprodukci. Navíc u druhů, které mají v ocase tukové rezervy, dochází vlivem autotomie i ke značné ztrátě energetických zásob. Přestože by zvýšení příjmu potravy teoreticky mohlo kompenzovat tyto ztráty, investice času do hledání potravy často zvyšuje další riziko predace, což může mít ještě větší dopad na kondici zvířete (Clause & Capaldi 2006). Jak bylo zmíněno v předchozí podkapitole, mnoho druhů ještěřů překonává tento nepříznivý důsledek skladováním tukových rezerv do části ocasu blíže ke kloace (Chapple & Swain 2002).

Existují druhy ještěřů, u nichž se ocas podílí na pohybu a je významným nástrojem používaným např. k rozložení hmotnosti, vyvažování, uchycení při šplhu nebo plavání. Je důležitý také pro aerodynamickou stabilitu (Arnold 1984). Dva bezprostřední důsledky autotomie jsou snížení hmotnosti a její následující rozdílné rozložení. Posun hmotného středu směrem dopředu (obrázek 1) vede ke změnám v mechanice pohybu, což může negativně ovlivnit rychlost běhu (Gillis & Higham 2016). Ztráta ocasu tedy zhoršuje pohybovou výkonnost, zejména omezením pohyblivosti, snížením rychlosti běhu a ztrátou obratnosti (Clause & Capaldi 2006).



Obrázek 1: Nahoře se nachází nákres gekončíka nočního (*Eublepharis macularius* Anderson, 1872), pod ním je nákres anolise rudokrkého (*Anolis carolinensis* Hallowell, 1856). Nákresy ukazují, jak ztráta ocasu ovlivňuje polohu hmotného středu. Přerušovaná čára označuje místo, kde by došlo k autotomii a šipka ukazuje následný očekávaný posun hmotného středu směrem dopředu. Jednotlivé mezery mezi černými čarami představují 10 % délky těla po ztrátě ocasu. Hmotnost ocasu v případě gekončíka a délka ocasu v případě anolise jsou důležité faktory ovlivňující polohu hmotného středu (Gillis & Higham 2016)

Změny chování po autotomii ocasu

Po kaudální autotomii často dochází k výrazným změnám v chování ještěřů. Tyto behaviorální úpravy vedou k minimalizaci rizika dalšího útoku během období, kdy je zvíře zvláště zranitelné při regeneraci. Jedná se o změny chování v biotopu, kdy ještěři přesouvají svou aktivitu do méně rizikových oblastí, zůstávají v blízkosti úkrytu a tráví méně času v otevřeném prostranství. Bezocasí ještěři také prchají před predátorem na větší vzdálenost nebo začínají prchat dříve (Clause & Capaldi 2006).

Mechanismy regenerace

Kaudální autotomie je často doprovázena následnou regenerací ocasu. Tento proces se v řadě základních rysů podobá jiným regeneračním procesům u obratlovců. Zahrnuje hojení rány, tvorbu blastému, diferenciaci a růst buněk (Ananjeva et al. 2021).

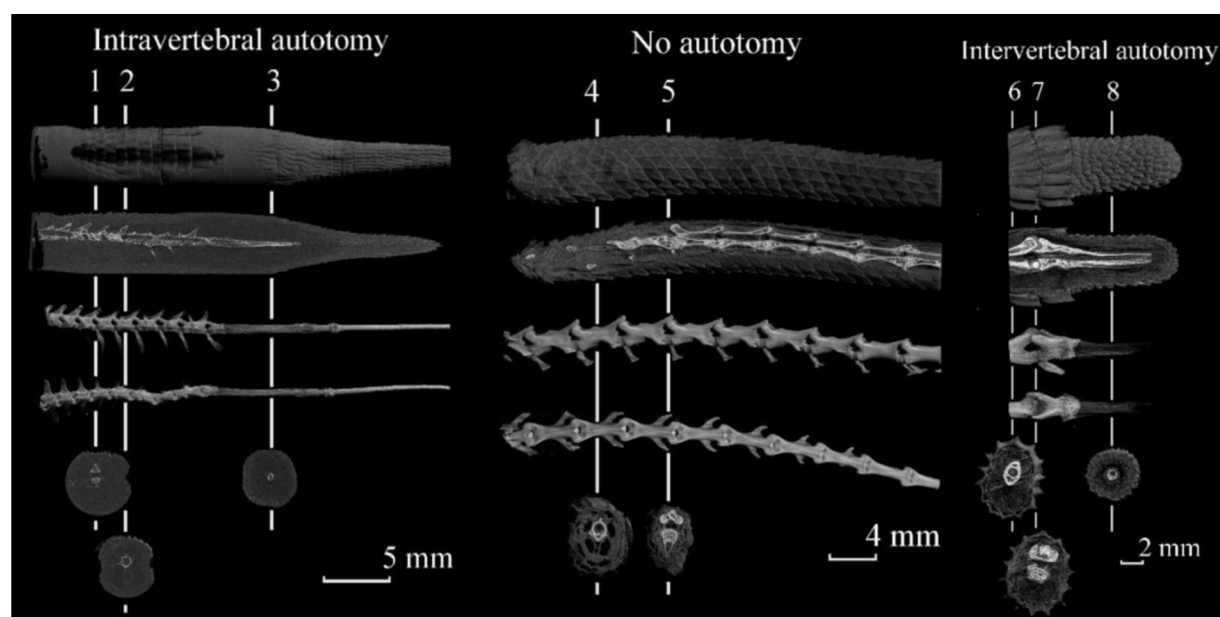
Regenerace odvrženého ocasu může být rozdělena do 3 etap. Prvním krokem je reparace počátečního poškození v místě amputace. V průběhu druhé etapy se buňky v místě poranění dediferencují, což znamená, že přecházejí ze specializovaných buněk na buňky nespécializované. Tím se tvoří regenerační blastém, který slouží jako základ pro následný růst a diferenciaci buněk. V posledním kroku regenerace tyto buňky obnovují složitou strukturu ocasu (Bryant et al. 2002).

Pro úspěšnou regeneraci je klíčová dostatečná inervace. Spuštění regeneračních procesů závisí na nervovém signálu nebo růstovém faktoru, který je poskytován nervem. Tyto nervové signály podporují dediferenciaci buněk a jejich migraci do místa amputace, což vede k vytvoření blastému. Buňky tvořící blastém vstupují do buněčného cyklu, dělí se, diferencují

se a tím spouští růst regenerovaného ocasu. Pokud pahýl není dostatečně inervován, dochází ke standardnímu hojení rány bez následné regenerace ocasu (Clause & Capaldi 2006).

Regenerovaný ocas se od původního liší, jak je možno pozorovat na obrázku 2. Kostěné obratle jsou nahrazeny chrupavčitou trubící, která je obvykle kalcifikována, mění se umístění svalových vláken a často se zvětšuje tuková vrstva. Změny se objevují i na šupinách pokrývající regenerovanou část ocasu. Jsou výrazně menší, nepravidelného tvaru a v nepravidelném uspořádání (Ananjeva et al. 2021).

Rychlost regenerace ocasu závisí na druhu. Např. u ještěrky madeirské (*Teira dugesii* Milne-Edwards, 1829) regenerace trvá 12 týdnů, zatímco u gekončíka texaského (*Coleonyx brevis* Stejneger, 1893) pouze 4–5 týdnů (Arnold 1987).



Obrázek 2: Srovnání struktury neporušeného ocasu s regeneráty po intravertebrální a intervertebrální autotomii. Nalevo je možno pozorovat regenerát ještěrky obecné (*Lacerta agilis* Linné, 1758) po intravertebrální autotomii. 1 – řez mezi obratli, 2 – řez chrupavčitou oblastí (lomnou rovinou) rozdělující obratel na 2 části, 3 – řez kalcifikovanou trubící. Uprostřed obrázku se nachází neporušený ocas agamy stepní (*Trapelus sanguinolentus* Engelmann et al., 1993). 4 – řez obratlem, 5 – řez mezi obratli. Napravo lze vidět regenerát ocasu agamy kavkazské (*Paralaudakia caucasia* Baig et al., 2012) po intervertebrální autotomii. 6 – řez obratlem, 7 – řez mezi obratli, 8 – řez kalcifikovanou trubící (upraveno dle Ananjeva et al. 2021)

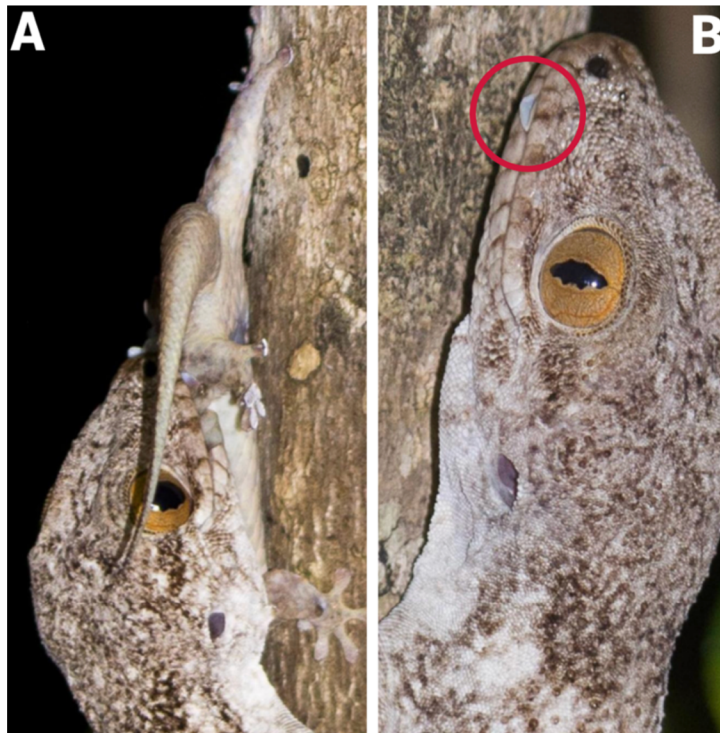
3.3.2 Integumentární autotomie

Některé druhy ještěřů mohou během útoku predátorů svlékat části kůže. Odloučená kůže odvádí pozornost predátorů a tím zvyšuje pravděpodobnost úniku ještěra. Jedná se tedy o morfologickou adaptaci, která je analogická s kaudální autotomií (Miranda et al. 2022). Tento mechanismus je účinný zejména proti predátorům, kteří se kořisti zmocňují pomocí končetin nebo těla, jako jsou např. primáti a hadí (McElroy 2019).

Integumentární autotomie je umožněna díky 2 vrstvám kůže (vnitřní a vnější), přičemž vnější vrstva se vyznačuje slabými místy náchylnějšími k prasknutí a následnému odlomení. Při odloučení této vnější vrstvy se uplatňuje vrstva vnitřní, která představuje fyziologickou bariéru proti vysychání, infekcím a slunečnímu záření. Vnější vrstva se poté regeneruje, avšak struktura šupin není identická s tou původní (Miranda et al. 2022).

Tato antipredační strategie byla pozorována u některých druhů gekonů a scinků. Konkrétními příklady mohou být gekonek amazonský (*Chatogekko amazonicus* Gamble et al., 2011), *Gonatodes hasemani* Griffin, 1917 (Miranda et al. 2022) nebo rod *Geckolepis* (McElroy 2019).

Gardner & Jasper (2015) pozorovali *Blaesodactylus* sp. při pokusu ulovit *Geckolepis* sp. Kořisti se podařilo uniknout právě díky integumentární autotomii, kdy predátorovi zůstal v tlamě jen kus odloučené kůže (obrázek 3). Tento pozorovaný pokus o predaci potvrdil, že ztráta kůže funguje jako účinný antipredační mechanismus.



Obrázek 3: (A): *Blaesodactylus* sp. predující na *Geckolepis* sp. (B): predátor bezprostředně po útěku kořisti, červený kruh ukazuje na šupinu *Geckolepis* sp., jenž zůstala v tlamě predátora (upraveno dle Gardner & Jasper 2015)

3.3.3 Kornifikace šupin

Kůže ještěřů může mít i jiné antipredační vlastnosti, jako je např. kornifikace neboli zrohovění. To zajišťuje pevnou a kluzkou kůži, která vytváří kompaktní strukturu. Ta chrání zvíře před predátory tím, že znesnadňuje uchopení a manipulaci (Miranda et al. 2022).

3.3.4 Obrnění

Mnoho ještěřů se vyznačuje pancéřováním v podobě ostnů, rohů a osteodermů. Pancíř může snižovat pravděpodobnost útoku predátora z důvodu jeho vysoké nákladnosti. Pancéřování se může uplatnit také v případě, kdy predátora od útoku neodradilo, protože znesnadňuje úspěšné pozření kořisti. Např. moloch ostnitý (*Moloch horridus* Gray, 1841) a ropušníci (*Phrynosoma* spp.) jsou obrnění, přičemž zaujímají obranný postoj, aby predátorovi odhalili ostny na hlavě (McElroy 2019). Další příklad pancéřovaného ještěře je kruhochvost štítnatý (*Ouroborus cataphractus* Stanley et al. 2011), který při ohrožení predací zaujímá

charakteristickou pozici, kdy se stáčí do klubíčka. Tím predátorovi vystavuje své ostny a chrání si břišní partii (Mounton et al. 1999).

Srovnávací studie ještěřů čeledi kruhochvostovití (Cordylidae) ukázala, že obrnění ještěři jsou pomalejšími běžci, manévrovací schopnosti jsou sníženy a úniková vzdálenost je kratší. Avšak není jasné, zda se díky obrnění snižují investice do lokomočního úniku, nebo je lokomoční výkon v důsledku obrnění zhoršován (Losos et al. 2002).

Antipredační mechanismy rodu *Phrynosoma* a druhů *O. cataphractus* a *M. horridus*, spojené s jejich obrněním, jsou podrobně rozebrány v následujících kapitolách této práce.

3.3.5 Mimeze

Termín mimeze (z řeckého *mimésis* – napodobení), nebo též mimikry, je označení pro podobnost vzhledu mezi dvěma živočichy, která není způsobena příbuzností nebo konvergentním vývojem, ale obvykle selekčním tlakem predátorů (Komárek 2016).

Mimeze zahrnuje povrchové napodobení jednoho živočicha jiným, přičemž se tento živočich často značně odlišuje od jeho příbuzných forem. Napodobovaný živočich je nazýván předlohou či vzorem, zatímco napodobující živočich je tzv. mimetik. Vzor nemusí být napodobován celý, ale pouze jeho část, jindy je napodobována i část těla, která ve skutečnosti neexistuje, např. falešné hlavy (Komárek 2016).

U ještěřů byly popsány některé mimeze, včetně napodobování jedovatých bezobratlých živočichů, jako jsou některé druhy štírů, mnohonožek a brouků (Miranda et al. 2022). Jedná se o adaptaci, která chrání nejedovaté živočichy nápodobou živočichů jedovatých. Tento jev je označován jako Batesovská mimeze (Rojas et al. 2015). Jako konkrétní příklad lze uvést mláďata druhu *Diploglossus lessonae* Peracca, 1890 (obrázek 4), jejichž zbarvení a kresba připomínají hojný druh mnohonožky *Rhinocricus albidolimbatus* Porat, 1876, jenž k obraně produkuje škodlivé a toxické látky. Mláďata těchto ještěřů se rodí během období dešťů, kdy jsou tyto mnohonožky hojné a obývají stejné mikrohabitáty. Jakmile ještěři dorostou větší velikosti než mnohonožky, ztrácejí své pruhované zbarvení (Vitt & Caldwell 2009).



Obrázek 4: Mláďe *D. lessonae* (vlevo) napodobující toxickou mnohonožku *R. albidolimbatus* (uprostřed). Dospělý ještěř (vpravo) je výrazně větší než mnohonožka a zcela ztratil svůj pruhovaný vzor (Vitt & Caldwell 2009)

3.3.6 Krypse

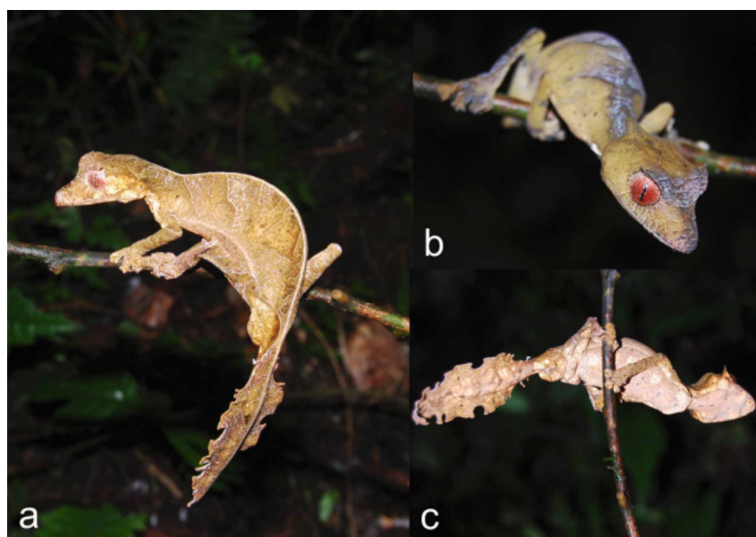
Kryptický vzhled živočichů slouží k jejich maskování (Komárek 2016). Je to adaptace proti vizuálnímu odhalení spočívající v nerozeznatelnosti od pozadí nebo nepatrnosti v prostředí (Miranda et al. 2022). Rozlišujeme zbarvení prokryptická, jež maskují kořist

a slouží k jejímu přehlédnutí predátorem. Druhým typem jsou zbarvení antikryptická, jenž naopak maskují predátora, aby se mohl co nejvíce přiblížit ke kořisti (Komárek 2016).

Existují 2 základní maskovací principy – somatolýza a protistín. Somatolýza spočívá v optickém rozpadu siluety maskovaného živočicha pomocí kombinace světlých a tmavých ploch. To predátorovi znesnadňuje určení velikosti, tvaru a vzdálenosti kořisti. Protistín je umělé zesvětlení části těla, která by měla být za normálního osvětlení tmavá, protože je ve stínu. Výsledkem je snížená plasticita, která predátorovi ztěžuje odhadnout velikost a vzdálenost kořisti. Příkladem může být světleji zbarvené břicho. Principy protistínu a somatolýzy se v přírodě kombinují, to znamená, že na jednom živočichovi lze určit oba typy maskování (Komárek 2016).

Krypse může být dále rozdělena do 3 kategorií, a to podle napodobovaného objektu. Pokud se jedná o podrobné připodobnění k rostlinám nebo jejich částem, užívá se termín fytomimeze (Komárek 2016). Perfektním příkladem fytomimeze ze světa ještěřů jsou gekoni rodu ploskorep (*Uroplatus*), jenž se vyznačují vzhledem připomínajícím kůru nebo listy stromů (obrázek 5) (Pensabene et al. 2023). Dále je rozlišována tzv. zoomimeze, kdy se např. někteří parazité připodobňují k svému hostiteli. Allomimeze znamená napodobování neživých objektů (např. imitace povrchu kamenů) (Komárek 2016). U ještěřů je allomimeze běžným jevem, kdy mnoho druhů vykazuje nápadnou barevnou podobnost s okolními substráty, na nichž se vyskytují (Greene 1988).

U několika druhů ještěřů byla popsána tzv. fakultativní krypse. Tento termín označuje jev, kdy se zvířata stávají kryptickými až v reakci na predátora, tedy poté, co ho zaznamenají. Zároveň se fakultativní krypse může lišit v závislosti na tom, o jaký typ predátora se jedná. Např. agama vousatá (*Pogona vitticeps* Manthey & Schuster, 1999) a gekon zední (*Tarentola mauritanica* Gray, 1845) jsou schopni po detekci predátora měnit zbarvení těla tak, aby více splývali s pozadím. *Phelsuma kochi* Raxworthy et al., 2007 využívá fakultativní krypsi po zaznamenání ptačích varovných signálů. Tento jev byl popsán také u chameleonů rodu *Bradypodion* (McElroy 2019), jimž je v této práci věnována samostatná kapitola.



Obrázek 5: *Uroplatus malama* Nussbaum & Raxworthy, 1995 (a) samec, (c) ventrální pohled na jeho ocas; (b) samice (Ratsoavina et al. 2011)

3.3.7 Aposematismus

Aposematismus je výstraha kořisti varující potenciální predátory před nechutností nebo před nebezpečím. Skládá se z primární obrany a sekundární obrany. Primární obranu představují výrazné barvy, pachy nebo zvuky. Ty působí před útokem predátora. Sekundární obrana, ať už chemická, morfologická nebo behaviorální, činí kořist pro predátory nevýhodnou po útoku (Rojas et al. 2015).

Když predátoři zaútočí na aposematickou kořist, je u nich vyvolána nepříjemná zkušenost s kořistí prostřednictvím nechutnosti, toxicity (Rojas et al. 2015), kousnutí nebo bodnutí – sekundární obrana (Caro & Ruxton 2019). Tuto negativní zkušenost se predátoři naučí spojovat s varovným vzhledem (případně pachem nebo zvukem) kořisti – primární obrana. V důsledku toho se aposematickému druhu nadále vyhýbají (Rojas et al. 2015). Nositeli užítka z predátorova poučení jsou tedy jiní jedinci téhož druhu (Komárek 2016).

Aby aposematické signály fungovaly, musí být jasné a pro predátory snadno naučitelné a zapamatovatelné. Proto jsou aposematické druhy po generacích koevoluce často nápadné a výrazné (Rojas et al. 2015). Nejčastější aposematické barevné kombinace jsou červená, oranžová, či žlutá společně s černou, méně často společně s modrou nebo tmavě hnědou. Z těchto barev mohou být zkombinovány i 3, nebo 4 (např. červená, žlutá a bílá s černou) (Komárek 2016).

Z nespočetného množství prací vyplývá, že živočichové s aposematickým vzhledem jsou predátory požíváni statisticky méně, nežli je tomu u živočichů kryptických, avšak jejich ochrana není stoprocentní. Výraznou roli hraje např. stupeň nasycení predátora – hladový pozře i aposematika (Komárek 2016).

Aposematismus je u ještěřů poměrně vzácný. Příkladem může být rod *Heloderma*, který čítá 2 druhy: korovec mexický (*H. horridum* Weigmann, 1829) a korovec jedovatý (*H. suspectum* Cope, 1869) (Miranda et al. 2022), zobrazen na obrázku 6.



Obrázek 6: Aposematické oranžovo-černé zbarvení u druhu *H. suspectum* (Chippaux & Amri 2020)

3.3.8 Jedy a jiné obranné látky

Rod *Heloderma* je jedinou skupinou ještěřů, která disponuje specializovaným jedovým aparátem. Tím jsou modifikované podčelistní žlázy na jejich dolní čelisti, které produkují složitý jed. Ten je následně uvolňován pomocí kanálek k bázím zubů dolní čelisti (Mackessy 2010).

Korovci nepoužívají svůj jed primárně ke znehybnění a usmrcení kořisti, což je běžná strategie u většiny jedovatých živočichů (Chippaux & Amri 2020). Jejich jed má pravděpodobně antipredační funkci, čemuž nasvědčuje několik zjištění: Korovci se běžně živí bezbrannou kořistí, na které se snadno preduje. Jsou to např. ptačí a plazi vejce nebo mláďata. Navíc se pohybují velmi pomalu, přičemž jejich metabolismus je nejpomalejší v porovnání s ostatními zkoumanými druhy ještěřů (Weinstein et al. 2010). Dále byla při kousnutí člověka korovcem zjištěna silná bolest, která představuje negativní podnět, jenž může potenciální predátory odradit od útoku. Kromě toho bylo zjištěno, že produkce jedu je stimulována rozrušením zvířete a výrazně snížena v klidovém stavu (Mackessy 2021).

Existují zprávy o toxických složkách a proteinech podobným toxinům, které se vyskytují v ústních sekretech zástupců čeledi leguánovití (Iguanidae), agamovití (Agamidae) a varanovití (Varanidae). Důsledkem těchto kousnutí jsou ve většině případů sekundární bakteriální infekce. Ojediné zprávy o lidech, které pokousaly některé druhy varanů, zejména varan pustiný (*Varanus griseus* Boulenger, 1885), zmiňují dysfagii (poruchu polykání), dušnost, nepříjemné pocity na hrudi aj. Sliny varana komodského (*Varanus komodoensis* Ouwens, 1912) obsahují více než 50 druhů patogenních organismů (např. *Escherichia coli* Escherich, 1885 a *Staphylococcus* spp.) Zprávy od obyvatel ostrova Komodo popisují různě závažné následky kousnutí způsobených lidem, včetně vzácných smrtelných případů (Weinstein et al. 2010).

Gekoni rodu *Strophurus* a *Eurydactylodes* produkují v segmentovaných ocasních žlázách chemické látky, které mohou být vystříknuty na útočícího predátora (McElroy 2019). Tento antipredační mechanismus je v rámci rodu *Strophurus* podrobněji popsán v samostatné kapitole této práce.

Některé druhy ropušníků (rod *Phrynosoma*) vystřikují krev z očních dutin směrem k útočícím predátorům. Nejdůkladněji byl zkoumán ropušník trnohlavý (*P. cornutum* Gray, 1831), jenž nejčastěji stříká krev při útoku psovíťých šelem. Krev u nich stimuluje averzivní reakci, která je nejvýraznější při kontaktu s ústní nebo nosní sliznicí (McElroy 2019). Rodu *Phrynosoma* je rovněž věnována celá kapitola v této práci.

Mnoho ještěřů při manipulaci vylučuje moč a výkaly. Ty mohou predátora odrazovat, odvádět jeho pozornost nebo mu dokonce sloužit jako potrava. Ačkoli se zdá, že vylučování výkalů je zřejmě účinnou obranou, experimentální práce, které by tento účinek prokázaly přímo u ještěřů, chybí. Biochemická skladba výkalů avšak stojí za prozkoumání, aby se zjistilo, zda některé druhy ještěřů spojují defekaci s uvolňováním škodlivých chemických látek z kloaky a přidružených žláz, jak je běžně pozorováno u hadů (McElroy 2019).

3.3.9 Polymorfismus ve zbarvení

Polymorfismus ve zbarvení představuje antipredační strategii, kdy se vyskytuje více než jeden fenotyp v rámci populace. Protože predátoři mají obvykle větší zkušenosti s běžnějším fenotypem, mají tendenci se naučit rozpoznávat a následně konzumovat nejhojnější nebo nejnápadnější zbarvení, zatímco méně běžné zbarvení je méně predováno. Tento jev je uváděn u mláďat, jejichž barevný vzor se liší od dospělců. Příkladem mohou být mláďata anolise Cuvierova (*Anolis cuvieri* Merrem, 1820) (Miranda et al. 2022).

3.4. Behaviorální antipredační strategie ještěřů

3.4.1 Pohybový únik

Útěk do nedostupné lokality

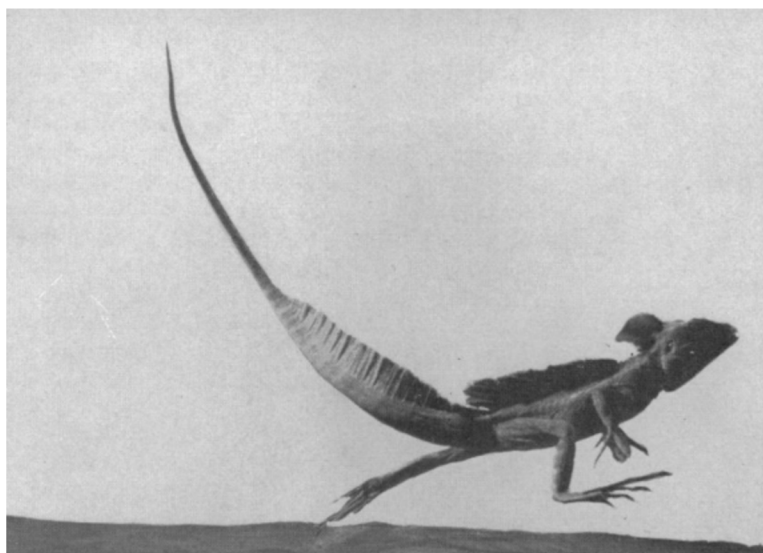
Výhoda útěku mimo dosah predátora je zřejmá, ale u většiny ještěřů je omezena jejich respirační kapacitou. Výjimku tvoří někteří zástupci čeledi Teiidae a Varanidae, kteří mají na rozdíl od ostatních ještěřů neobvyklou výdrž v běhu při vysokých rychlostech. Avšak většina druhů co nejdříve vyhledává nepřístupná stanoviště, kam je predátor nebude moci pronásledovat. To jsou různé typy vegetací, nory, skalní štěrby apod. Častý je únik do radikálně odlišného prostředí, které je pro většinu predátorů neproniknutelné (Greene 1988).

Takové prostředí představuje voda. Někteří ještěři ji k úniku před predátory hojně využívají (Greene 1988). Plavání nebo potápění je pozorováno u semiakvatických ještěřů, jako jsou dracény (*Dracena* spp.), tečovci (*Neusticurus* spp.), *Potamites* spp., teju ještěrkovitý (*Crocodylus amazonicus* De Massary & Hoogmoed, 2001) (Miranda et al. 2022) a agama vodní (*Intelligama lesueurii* Wells & Wellington, 1985) (Doody et al. 2014). Toto chování je také používáno jako příležitostná taktika u řady malých a středně velkých ještěřů. Příkladem může být pagekon pobřežní (*Dactylocnemis pacificus* Steindachner, 1867), bičochost šestipruhý (*Cnemidophorus sexlineatus* Duméril & Bibron, 1839) a ještěrka perlová (*Lacerta lepida* Daudin, 1802). Byl pozorován také dospělý jedinec leguána zeleného (*Iguana iguana*), jak využívá vodní prostředí k úniku před nosálem bělohuby (*Nasua narica* Linné, 1766) (Greene 1988).

Bipedální lokomoce

Běh po pánevních končetinách je u ještěřů způsoben pohybem směrem dopředu v kombinaci s posunem těžiště těla dozadu. To zvedá tělo ještěra při běhu a umožňuje zvýšenou manévrovatelnost. Bipedální běh je pozorován zejména u ještěřů, kteří jsou vázáni na písčité, kamenité a otevřené prostředí. To jsou např. tejové (*Salvator* spp.), *Tropidurus* spp. a ameiva obecná (*Ameiva ameiva* Barbour & Noble, 1915) (Miranda et al. 2022). Bipedální běh byl zaznamenán také u agamy límcové (*Chlamydosaurus kingii* Gray, 1827), agamy vodní (*Intelligama lesueurii*) nebo u *Amphibolurus muricatus* Boulenger, 1885 (Snyder 1949).

Rod *Basiliscus* zahrnuje několik druhů vyznačujících se bipedálním pohybem (obrázek 7). Bylo potvrzeno, že bazilišci jsou schopni tímto způsobem překonávat i vodní plochy, avšak před vběhnutím do vody musí vykazovat značnou rychlost (Snyder 1949).



Obrázek 7: Bazilišek hřebenatý (*Basiliscus basiliscus* Wagler, 1830) při bipedálním běhu (upraveno dle Snyder 1949)

Plachtění

Je velmi pravděpodobné, že schopnost plachtění se vyvinula jako odpověď na predáční tlak. Stromové biotopy nabízejí trojrozměrné prostředí, které umožňuje zvířatům uniknout různými směry, což přispívá k nejistotě predátora. Plachtění navíc představuje rychlejší únikovou reakci, než je skok nebo běh. Jeho rychlá povaha minimalizuje dobu přesunu z místa na místo a tím se zkracuje doba, kdy jsou plachtící zvířata vystavena potenciálním predátorům ve vzduchu. Na podporu hypotézy o evoluci plachtění z důvodu predace se ukázalo, že zvířata schopná plachtění mají nižší míru úmrtnosti než ta, která tuto schopnost nemají (Khandelwal et al. 2023).

Plachtění je u ještěřů poměrně vzácné únikové chování. Nejčastější je u druhů žijících v deštných lesích jihovýchodní Asie (Greene 1988). Ze skupiny gekonů se jedná o *Ptychozoon* spp. (obrázek 8), 2 představitele rodu *Hemidactylus* a *Luperosaurus* spp., avšak plachtění u posledně zmíněného rodu je známé jen z terénních pozorování. Dále bylo zjištěno u rodu *Draco*, 2 zástupců rodu *Holaspis* a několika druhů rodu *Anolis* (Socha et al. 2015).

Dráčci (rod *Draco*) patří do čeledi agamovití (Agamidae) je skupinou ještěřů, která je k plachtění nejvíce specializována. Zahrnuje nejméně 45 druhů, které se vyskytují v jihovýchodní Asii a jihozápadní Indii. Všechny druhy rodu *Draco* jsou schopni plachtění, přičemž je nedílnou součástí jejich ekologie (Socha et al. 2015). Plachtění je umožněno pomocí kožovité membrány, odborně nazývané patagium. Ta je u dráčků unikátní nejen mezi ještěry, ale v celé živočišné říši, protože je podporována jejich prodlouženými žebry a zároveň je ovládána specializovaným svalstvem. Tato patagia jsou často jasně zbarvená, což bylo považováno za důležité pro vnitrodruhovou komunikaci. Avšak nedávná zjištění o *Draco cornutus* Günther, 1864 (obrázek 8) naznačují, že variabilita ve zbarvení kožovité membrány odpovídá barvě opadávajícího listí v prostředí – pravděpodobně se tedy jedná o krypsi (McElroy 2019). Kromě toho se zástupci rodu *Draco* vyznačují dalšími, méně známými znaky, které souvisí s jejich plachtěním. Jsou to např. hrdelní řasy, které jsou podporovány chrupavkami jazylkového aparátu. Tyto hrdelní řasy pravděpodobně zlepšují rovnováhu a stabilitu při plachtění (McGuire & Dudley 2011).

Plachtící gekoni *Ptychozoon* spp., *Hemidactylus* spp. a *Luperosaurus* spp. mají na těle, na ocase a mezi prsty kožní záhyby, které představují primární mechanismy řízení plachtění. Tyto struktury nejsou osvalené, a tak jejich aerodynamické účinky vyplývají pouze z pasivních morfologických vlastností. Představitelé rodu *Ptychozoon* mají těchto kožních záhybů nejvíce. Ty, jenž se vyskytují laterálně mezi předními a zadními končetinami, jsou při plachtění pasivně odvíjeny vzduchem. Meziprstní záhyby jsou aktivovány roztažením prstů (Socha et al. 2015).



Obrázek 8: Ještěři během plachtění. Nalevo je možno pozorovat *Draco cornutus*, napravo se nachází gekon létavý (*Ptychozoon kuhli* Taylor, 1963) (upraveno dle Socha et al. 2015)

3.4.2 Sdružování se do skupin

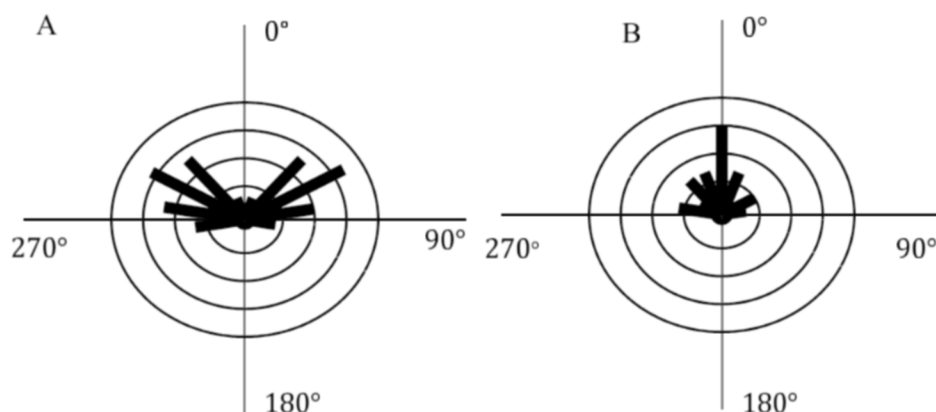
Skupiny zvířat představují soubor jedinců, kteří jsou si blízcí v prostoru a čase. Sdružování se do skupin může být rozděleno na agregace a sociální skupiny. Pokud se zvířata sdružují kvůli společné přitažlivosti k podmínkám prostředí nebo zdrojům, jedná se o agregaci. Sociální skupiny jsou tvořeny konspecifickými jedinci neboli jedinci stejného druhu (Grotbeck et al. 2019).

Ačkoliv je skupinový život v živočišné říši běžně pozorován, u taxonu Squamata není převládajícím sociálním chováním. Přesto existuje mnoho druhů ještěřů, kteří vytvářejí dočasné skupiny nebo žijí v rámci stálých seskupení. Egernie Stokesova (*Egernia stokesii* Gray, 1845) je jedním ze sociálně žijících druhů ještěřů. Tvoří rodinné skupiny, které čítají až 17 jedinců různého věku: novorozenci, mláďata, subadultní i dospělí jedinci. *Liolaemus leopardinus* Müller & Hellmich, 1932 je dalším druhem tvořící uskupení. Ta se však od skupin, jež tvoří *E. stokesii*, liší jak počtem jedinců, tak svou skladbou. Skupinu většinou tvoří dospělý pár (samec a samice) s 1 až 3 subadultními jedinci. Novorozenci se v sociálních skupinách nevyskytují a mladí jedinci se připojují až v 7 měsících věku a více, kdy jsou méně náchylní k predaci vizuálními predátory (Santoyo-Brito et al. 2020). Uskupení tvoří také *Pholidoscelis fuscatus* Tucker et al., 2016. Zástupci tohoto druhu vytváří malé skupiny (do 6 jedinců) při vyhledávání potravy (Eifler et al. 2022). Sociálně žije také *Lampropholis delicata* Greer, 1974 (Downes & Hoefler 2004).

Přestože život ve skupinách může mít určitá negativa, jako je zvýšená nápadnost, soupeření o zdroje, agrese a rivalita, členové skupiny získávají různé výhody, které tyto negativa převažují. To je např. zmíněné skupinové shánění potravy, přístup ke kvalitním biotopům a zejména snížené riziko predace (Santoyo-Brito et al. 2020).

Bylo předloženo několik hypotéz, které vysvětlují, jak život ve skupinách snižuje riziko predace. Jedna z těchto hypotéz předpokládá, že skupinové chování minimalizuje riziko predace díky tzv. „bezpečnosti v počtu“. Riziko napadení se snižuje, protože existuje šance, že kořistí bude jiný jedinec ve skupině. „Hypotéza mnoha očí“ říká, že díky ostrážitosti členů skupiny si jedinci mohou dovolit snížit svou vlastní ostrážitost, protože jiný jedinec ve skupině pravděpodobně predátora odhalí i na větší vzdálenost. Když člen skupiny odhalí blízcího se predátora, často vydá poplašný signál a tím rozšíří informaci o nebezpečí mezi ostatní členy skupiny. Někdy únikové chování jednoho jedince vyvolá útěk zbytku skupiny (Santoyo-Brito et al. 2020).

Eifler et al. (2022) prováděli výzkum, při kterém studovali úhly úniku od predátora u druhu *P. fuscatus*. Studie byla zaměřena na to, zda se ještěři ve skupinách chovají při ohrožení predací jinak než samotáři, respektive jak se liší jejich úhel úniku. Dále se studie zaměřovala na to, do jaké míry se během úniku skupiny udržuje její soudržnost. Výsledky ukázaly, že jak samotáři, tak skupinově žijící ještěři vykazovali únik směrem od blízcího se predátora, avšak ještěři ve skupinách vykazovali úhly úniku blíže k 0° (tj. více přímo od predátora), než samotářští ještěři (obrázek 9). Dále bylo zjištěno, že skupiny ještěrů vykazovaly silné tendence prchat společně. Tyto skutečnosti pravděpodobně umožňují efektivnější únikové chování.



Obrázek 9: Úhly úniku samotářských jedinců *P. fuscatus* (A) a skupin jedinců *P. fuscatus* (B). Únikový úhel 180° představuje únik směrem k predátorovi, zatímco úhel 0° znamená únik směrem od predátora. Relativní délka sloupců udává počet únikových úhlů v daném směru (Eifler et al. 2022)

Santoyo-Brito et al. (2020) také porovnávali únikové chování skupin a samotářů. Konkrétně byla zkoumána vzdálenost mezi predátorem a kořistí při zahájení útěku. Předmětem zkoumání byla mláďata i dospělí jedinci již zmíněného druhu *L. leopardinus*. Autoři předpokládali, že tato vzdálenost bude kratší u skupin než u samotářů, což bylo také potvrzeno. Tato skutečnost je interpretována jako výhoda žití ve skupině, protože jsou šetřeny energetické náklady jedinců. Fakt, že vzdálenost při zahájení útěku mezi skupinou ještěrů a predátorem byla kratší, než tomu bylo u samotářů a predátora, je přisuzován zmíněné „bezpečnosti v počtu“, která snižuje individuální riziko predace, a/nebo tomu, že jedinci čekají na signál zvýšeného rizika predace ze strany ostatních jedinců ve skupině. Autoři výsledky nepřisuzují „hypotéze mnoha očí“ z toho důvodu, že si zvířata byla vědoma přítomnosti potenciálních predátorů (v tomto případě predátory představovali samotní výzkumníci) díky otevřenému biotopu. Navíc jejich terénní pozorování naznačují, že tito ještěři detekují výzkumníka na dálku.

Downes & Hoefler (2004) testovaly hypotézu, zda velikost skupiny a míra rizika predace vzájemně ovlivňují míru individuálního antipredačního chování. Předmětem pozorování byl skupinově žijící druh *L. delicata*. Ještěři byli přesunuti do terárií jednotlivě, v páru nebo ve skupině o 4, 8 nebo 12 jedincích. Riziko predace bylo měněno poskytnutím vyhřívací plochy s pachy predátora nebo bez nich. Modeloví predátoři byli v tomto případě hadi druhu *Drysdalia coronoides* Worrell, 1961. Výsledky ukázaly, že čas věnovaný individuálnímu antipredačnímu chování (vyplazování jazyka, snížená aktivita a pohyblivost, vibrování ocasem aj.) se významně snižoval s rostoucí velikostí skupiny. Vztah mezi velikostí skupiny a časem věnovaným individuálnímu antipredačnímu chování se neměnil při nízkém a vysokém riziku predace. Velikost skupiny a riziko predace se však vzájemně ovlivňovaly a významně ovlivňovaly čas, který ještěři věnovali individuálnímu antipredačnímu chování. Když bylo celkové riziko ze strany predátorů vysoké (pachy na vyhřívací ploše byly přítomné), individuální reakce silně klesala s tím, jak se zvětšovala velikost skupiny. Naopak při nízkém celkovém riziku predátorů, kdy pachy přítomné nebyly, se individuální reaktivita s rostoucí velikostí skupiny snižovala slabě. V důsledku toho se čas, který ještěři věnovali individuálnímu antipredačnímu chování při různých rizicích predace, s rostoucí velikostí skupiny snižoval. Když je na skupinu těchto ještěřů zaútočeno hadím predátorem, obvykle je chycen a zabit pouze jeden jedinec. Výsledky se tedy shodují s „bezpečností v počtu“, kdy se ve skupinách snižuje pravděpodobnost individuální predace. Výsledky se dají také vysvětlit „hypotézou mnoha očí“. Autorky však netestovaly, zda zjištěné chování vyplývá z obou uvedených možností, nebo zda se na tom podílí jen jedna z nich.

3.4.3 Agresivní projevy

Ještěři se projevují různým agresivním chováním. Mezi to patří např. mávání ocasem, pohazování hlavou nebo vzpřímený postoj. Existují také druhy, které plní plíce vzduchem a nafukují tělo, aby působily větší a hrozivější (Miranda et al. 2022). Mnoho ještěřů také při ohrožení široce rozevírá tlamu, což signalizuje úmysl predátora kousnout. Často k samotnému pokousání predátora dochází, což může způsobit úlek nebo zranění predátora, díky čemuž je kořist schopna uniknout (McElroy 2019).

Např. některé druhy rodu trnorep (*Uromastix*) a *Uracentron* disponují ostnatými ocasy, kterými se na predátory vrhají. Ocas využívají také velcí zástupci čeledi leguánovití (Iguanidae), varanovití (Varanidae) a tejovití (Teiidae), kdy jím bičují své predátory, čímž jim mohou způsobit vážná zranění. Mnoho malých ještěřů (s hmotností menší než 20 g) při odchytu kouše člověka, což může vést k jejich upuštění. Tento obranný mechanismus používá také anolis chocholkatý (*Anolis cristatellus* Duméril & Bibron, 1837) vůči svým hadím predátorům, což zpomaluje a znesnadňuje pokoření kořisti (McElroy 2019).

Agresivní chování může být doprovázeno tzv. deimatickým chováním. Jedná se o mechanismus, při kterém kořist během útoku náhle spustí neočekávanou obranu, která má sloužit k vyděšení predátora a zastavení útoku. Deimatické projevy jsou v jistém smyslu kombinací aposematismu a krypse, ale obsahují prvek překvapení, který se u krypse ani aposematismu nevyskytuje. Aposematismus a krypse jsou neustále viditelné projevy, zatímco u deimatických projevů jsou zvířata v klidovém stavu kryptická a odhalení vizuálního podnětu

závisí na reflexu nebo rozhodnutí kořisti, což představuje prvek překvapení pro predátora (Umbers et al. 2015). Dalším klíčovým rozdílem mezi deimatickým chováním a aposematismem spočívá v tom, že aposematické signály musí být pro útočníka spojeny s nepříjemnou zkušeností a nevýhodností kořisti (White & Umbers, 2021), zatímco deimatický projev může být „blaf“ a zvíře tedy nemusí disponovat žádnou následující obranou (Umbers & Mappes 2016).

Výhodou deimatických projevů je, že umožňují zvířatům, která je využívají, se aktivně pohybovat bez nutnosti omezení či snižování pohyblivosti kvůli zachování maskování. Při selhání krypse mají k dispozici právě tyto deimatické projevy, které fungují jako sekundární obrana (Umbers et al. 2015). Nicméně deimatické chování musí být dobře načasováno, jelikož příliš brzké předvedení deimatického projevu může narušit krypsi ještě v ten moment, kdy zvíře nebylo predátorem spatřeno, a tím upoutat jeho pozornost. Pokud k projevu dochází naopak příliš pozdě, nemusí již predátora odradit (Badiane et al. 2018).

Příkladem ještěra s deimatickým chováním může být agamka písečná (*Phrynocephalus mystaceus* Boulenger, 1885) z čeledi agamovití (Agamidae), která je za normálních okolností kryptická a disponuje klapkami po stranách tlamy (obrázek 10). Jsou jimi vybavena obě pohlaví tohoto druhu. Tyto klapky jsou v klidovém stavu složené, a tím pádem nenápadné. Při rozvinutí jsou velmi výrazné a tělo ještěra vypadá větší (Whiting et al. 2022). Další ještěři s deimatickými projevy jsou např. agama límcová (*Chlamydosaurus kingii*) (Perez-Martinez et al. 2019), tilikvy (rod *Tiliqua*) (Badiane et al. 2018) a gekoni rodu *Strophurus* (Nielsen et al. 2016), kterým jsou věnovány následující kapitoly v této práci.



Obrázek 10: Agamka písečná (*P. mystaceus*) s rozvinutými klapkami a otevřenou tlamou (upraveno dle Whiting et al. 2022)

3.4.4 Thanatóza

Thanatóza, známá také jako tonická nehybnost, je nedostatečně popsána, ale fascinující antipredační strategie, která je používána v pozdní fázi predace, často po fyzickém kontaktu s predátorem (Humphreys & Ruxton 2018). Jedná se o předstírání smrti, kdy je zvíře nehybné a udržuje strnulý postoj, nebo simuluje zcela uvolněné svaly. Předpokládá se, že thanatóza odrazuje predátora od dalšího útoku a snižuje jeho potřebu zmocnit se kořisti. Efektivita tohoto antipredačního mechanismu nebyla dostatečně prozkoumána, avšak jeho výskyt u několika

skupin obratlovců i bezobratlých naznačuje, že je účinný (Santos et al. 2010). V některých případech je thanatóza spojena s odhalováním aposematického zbarvení, nebo se může objevit vyplazování jazyka a pachové sekrece (Miranda et al. 2022).

Na řízení thanatózy se podílí řada fyziologických mechanismů. U obratlovců dochází ke slinění, defekaci, močení, útlumu dýchání a srdeční činnosti, což je regulováno parasympatickým nervovým systémem. Hormon serotonin může buď potlačovat, nebo zesilovat projevy thanatózy, a to v závislosti na druhu zvířete a dalších faktorech. Kromě toho hormon kortikoliberin prodlužuje dobu trvání thanatózy. Dalšími fyziologickými faktory ovlivňujícími thanatózu jsou neurochemikálie působící na motivační stav. Např. látky blokující dopaminové receptory prodlužují dobu trvání thanatózy, zatímco látky podporující účinky dopaminu ji naopak zkracují (Humphreys & Ruxton 2018).

Mezi ještěry byla thanatóza pozorována např. u anolise rudokrkého (*Anolis carolinensis*) (Hennig et al. 1976), rodu *Eurolophosaurus*, konkrétně u druhů *E. nanuzae* Frost et al., 2001 a *E. divaricatus* Frost et al., 2001, rodu *Tropidurus*, specificky u *T. torquatus* Wied, 1824 a *T. hispidus* Boulenger, 1885. Dále bylo toto chování popsáno u druhu *Liolaemus lutzae* Mertens, 1938, což byl do roku 2010 jediný druh z čeledi Liolaemidae, u kterého bylo toto chování zaznamenáno (Santos et al. 2010).

Santos et al. (2010) zveřejnili ve svém článku první záznam o thanátóze u druhu *Liolaemus occipitalis* Boulenger, 1885. Jedná se o písečného ještěra vázaného na pobřežní biotopy Jižní Ameriky. Ve studii byla zkoumána populace tohoto druhu v prostředí pobřežních písečných dun v jižní Brazílii. Bylo testováno 86 jedinců (47 samců, 31 samic a 8 mlád'at) přičemž se thanatóza při manipulaci projevila u 65 z nich (35 samců, 23 samic a 7 mlád'at), což představuje 75,6 % všech odchycených jedinců. Ještěři, kteří během manipulace předstírali smrt, vykazovali velmi uvolněné svalstvo, zůstávali nehybní v ruku pozorovatelů a tuto polohu udržovali i po položení na zem, jak je možno pozorovat na obrázku 11. Doba trvání thanatózy byla výrazně delší, pokud se pozorovatelé zdržovali v blízkosti zvířete. Tato skutečnost ukazuje na to, že ještěři jsou schopni vyhodnotit míru ohrožení.

Tento druh vykazuje mnohé pasivní obranné mechanismy, které jsou považovány za jeho hlavní antipredační strategie. Je to například kryptické zbarvení (obrázek 11), které mu umožňuje splynout s pískem nebo schopnost vyhrabávat si nory. Navíc k thanátóze docházelo jen při fyzickém kontaktu. Tato zjištění jsou v souladu s tvrzením, že thanatóza představuje krajní opatření a je tedy aktivní obranou uplatňující se po útoku (Santos et al. 2010).



Obrázek 11: *L. occipitalis*. (a) kryptické zbarvení druhu, (b) jedinec předstírající smrt (Santos et al. 2010)

V rámci studie, kterou prováděli Hennig et al. (1976) byl zkoumán jev thanatózy u druhu *Anolis carolinensis* skrze tři experimenty. První experiment cílil na identifikaci vztahu mezi thanátózou, dostupnými únikovými možnostmi a přiblížením se experimentátora (potenciálního predátora) k ještěřům. Bylo zjištěno, že doba trvání thanatózy byla výrazně delší, pokud neexistovala vhodná úkrytová lokalita. Překvapivě v tomto experimentu vzdálenost potenciálního predátora neměla výrazný vliv na délku thanatózy. Největší dopad měl typ prostředí, v němž se ještěři nacházeli, respektive zda se měli kam ukryt. Druhý experiment podrobněji zkoumal vztah mezi thanátózou a blízkostí experimentátora na volném prostranství, které neposkytovalo úkryt. Výsledky ukázaly, že přítomnost potenciálního predátora v těsné blízkosti prodloužila dobu thanatózy, přičemž rozdíly způsobené vzdáleností byly významné. Poslední experiment zkoumal vliv různých vzdáleností mezi subjektem a experimentátorem na thanátózu v přítomnosti blízkého úkrytu. Jako možnost úkrytu bylo poskytnuto listí, které se přirozeně vyskytuje v biotopu tohoto druhu. Výsledky ukázaly, že na rozdíl od druhého experimentu bylo v blízké přítomnosti úkrytu pozorováno kratší trvání thanatózy při bližší vzdálenosti potenciálního predátora. Blízkost bezpečného místa může tedy kromě pravděpodobnosti úniku ovlivnit i to, jak dlouhou dobu bude thanátóza trvat. Zjištění této studie naznačují, že dostupnost úkrytů v prostředí, kde dochází k predaci, má větší vliv na dobu trvání thanatózy, než vzdálenost predátora od kořisti.

3.4.5 Orální zvuková produkce

Orální vydávání zvuků je u ještěřů ve srovnání s jinými obratlovci, jako jsou např. ptáci a obojživelníci, poměrně vzácné. Z toho důvodu jsou ještěři často vnímáni jako živočichové bez schopnosti produkce zvuků. Avšak celkově dostupné informace o orálním vydávání zvuků ještěřů naznačují, že toto chování může být běžnější, než je obecně předpokládáno, a že se objevuje v obranných kontextech, zejména při predaci (Díaz & Labra 2023). Akustické chování je známo u zástupců čeledí slepýšovité (Anguillidae), chameleonovité (Chamaeleonidae), Crotaphytidae, Dactyloidae, Tropiduridae, ještěrkovité (Lacertidae), gekonovité (Gekkonidae), dvounožkovité (Pygopodidae), Sphaerodactylidae, scinkovité (Scincidae), tejoovité (Teiidae) a varanovité (Varanidae). Je však důležité zdůraznit, že zvukovou produkci lze pozorovat jen u několika zástupců těchto čeledí (Capshaw et al. 2021). Výjimku tvoří čeleď Leiosauridae, u níž je orální zvuková produkce přítomna u 4 z 5 rodů (Díaz & Labra 2023).

Většina ještěřů nemá pravé elastické hlasivky a zvuky vydává prostřednictvím vzduchu, který se dostává do hrtanu a vyvolává vibrace membránových hlasivkových záhybů v jeho vnitřní stěně. Jediní známí ještěři s pravými hlasivkami jsou gekoni. Jejich hlasový aparát je hojně vybaven elastinovými vlákny a vokalizace vznikají vibracemi tohoto aparátu (Capshaw et al. 2021). U ještěřů lze orálně vydávané zvuky rozčlenit na vokalizaci a syčení (Díaz & Labra 2023).

Vokalizace

Vokalizace je dobře známa u infrařádu Gekkota, jehož zástupci využívají hlasovou komunikaci v různých sociálních kontextech, jako jsou teritoriální projevy nebo přilákání partnera (Díaz & Labra 2023). Vokalizace gekonů je obecně charakterizována jako krátký,

dunivý zvuk (tzv. „cvrlikání“). Některé druhy mají repertoár až 5 různých typů volání, které jsou vydávány v různých behaviorálních kontextech. Vícenásobná „cvrlikání“ se uplatňují v mezidruhové komunikaci, zatímco jednotlivá „cvrlikání“ jsou často spojena s úzkostí a agresí, např. při ohrožení predátorem (Capshaw et al. 2021). Frankenberg (1975) popsal antipredační vokalizaci u několika druhů gekonů. Zjistil, že všechna volání mají široký frekvenční rozsah s jednou nebo více hlavními frekvencemi, přičemž délka vokalizace je velice variabilní mezi studovanými druhy. Dále zjistil, že zvuková frekvence koreluje s velikostí těla. Jedinci s větší tělesnou velikostí vykazovali při vokalizaci nižší zvukovou frekvenci. Autor se domnívá, že tato vokalizace má funkční využití v obraně proti predátorům, avšak může také hrát roli v agonistických interakcích mezi jedinci stejného druhu. Zároveň může sloužit jako obecný varovný signál před blížícím se nebezpečím.

Nicméně i u některých druhů nespadaajících do skupiny Gekkota existují důkazy o vokalizaci během sociálních interakcí, konkrétně v obranných nebo agonistických situacích (Díaz & Labra 2023). Nejčastěji se jedná o jednoduché vokalizace, které jsou vydávány, když je ještěr chycen predátorem nebo je s ním manipulováno. Byly zaznamenány u mnoha druhů včetně *Aspidoscelis gularis* Reeder et al., 2002 z čeledi tejoovití (Teiidae), *Nannoscincus gracilis* Sadler, 1987 z čeledi scinkovití (Scincidae) nebo ještěrky italské (*Podarcis siculus* Böhme & Köhler, 2005) a paještěrky alžírské (*Psammodromus algirus* Boulenger, 1887) z čeledi ještěrkovití (Lacertidae). Jiné druhy vydávají poněkud složitější vokalizace. Např. gambelie leopardí (*Gambelia wislizenii* Smith & Taylor, 1950) z čeledi Crotaphytidae vykazuje při ohrožení tónované kvílení, zatímco jiný zástupce této čeledi, leguánovec obojkový (*Crotaphytus collaris* Holbrook, 1842), se při ohrožení predací ozývá pištěním. *Liolaemus chiliensis* Boulenger, 1885 z čeledi Lioalaemidae vydává frekvenčně modulované pištivé zvuky, kvůli nimž se mu v anglickém jazyce začalo lidově říkat „weeping lizard“, což v překladu znamená „plačící ještěr“ (Capshaw et al. 2021).

Antipredační vokalizaci, kterou vydává *L. chiliensis*, lze rozdělit na 2 různé typy, a to jednoduché a komplexní volání (Ruiz-Monachesi & Labra 2020). Oba tyto typy vokalizace vyvolávají u konspecifických jedinců antipredační reakce, které jsou modulovány informacemi zakódovanými ve vokalizaci (Díaz & Labra 2023). Ruiz-Monachesi & Labra (2020) zjistili, že komplexní volání vyvolávají u konspecifických jedinců větší míru strachu, než je tomu u volání jednoduchých, přičemž dochází ke snížení aktivity těchto jedinců. Dále autoři studie odhalili nečekané zjištění. Konspecifičtí jedinci, kteří zaznamenali tato varovná volání v prostředí plném vlastních pachů, se měli teoreticky cítit bezpečněji, avšak jim trvalo déle, než svou aktivitu obnovili. Tato skutečnost naznačuje, že predace v bezpečném prostředí byla neočekávaná, což způsobilo, že událost byla pro ještěry hrozivější.

Baeckens et al. (2019) studovali vokalizaci, kterou vydává *P. algirus* (obrázek 12). Bylo zjištěno, že každý jedinec vokalizací vysílá individuální informace o své velikosti těla a schopnosti se bránit pomocí kousnutí. Studovaní jedinci, kteří se vyznačovali velkými rozměry, vydávali vokalizaci s nižší a méně komplexní frekvencí, než jedinci malých rozměrů. Stejný vztah mezi frekvencí a velikostí těla byl zaznamenán u ještěrů *L. chiliensis* a *Ptenopus garrulus* Boulenger, 1885. Rozdíly mezi zvukovými frekvencemi, jež vydávají jedinci velkých a malých rozměrů, jsou způsobeny tím, že akustické signály jsou silně ovlivněny velikostí jednotlivých struktur produkujících zvuk (např. plíce, hrtan, hlasový trakt). Dále bylo zaznamenáno, že jedinci s větší silou skusu vydávají hlasitější vokalizaci. Avšak

mechanismus, který vysvětluje spojitost mezi hlasitostí vokalizace a silou skusu, není zcela jasný. Autoři předpokládají, že by to mohlo souviset s tím, že jedinci s mohutnějšími dýchacími a hrtanovými svaly, které jim umožňují produkovat hlasitější vokalizaci, mají také dobře vyvinuté všechny lebeční svaly, včetně těch, které se podílejí na síle při skusu. Druhá interpretace říká, že jelikož je velikost hlavy klíčovým prediktorem síly skusu, může být vyšší hlasitost vyvolána tím, že jsou ještěři schopni rozevřít dutinu ústní do větší šířky. V takovém případě ústní dutina funguje jako zesilovač zvuku. Avšak pro potvrzení těchto hypotéz je nezbytný podrobný morfologický výzkum.

Frekvence volání je ovlivňována velikostí těla, zatímco hlasitost volání se zvyšuje se silou skusu. V důsledku těchto korelací slouží vnitrodruhová variabilita ve vokalizaci jako pravdivý signál pro potenciální partnery, rivaly a zejména predátory, v závislosti na kontextu a typu vydávané vokalizace (Capshaw et al. 2021).



Obrázek 12: Fotografie druhu *Psammodromus algirus* (Baeckens et al. 2019)

Syčení

Syčení je mezi plazy velice častý akustický signál a ještěři nejsou výjimkou. Jedná se o poměrně jednoduché zvuky vznikající při intenzivním vypuzování vzduchu z dýchacích cest, přičemž je ústní dutina otevřená. Sykot je často spojen se stresem nebo agresí zvířete, kdy je doprovázen vizuálními signály agresivity, včetně postoje nebo otevřené tlamy (Capshaw et al. 2021). Syčení je separováno od vokalizace jako takové, protože postrádá časovou a frekvenční modulaci (Díaz & Labra 2023).

Ještěři rodu *Pristidactylus* jsou známí svým syčením, které vydávají, když jim hrozí nebezpečí predace. Byly analyzovány charakteristiky zvuků vydávaných jedinci druhu *P. valeriae* Etheridge & Williams, 1985, když byli predátorem ohroženi a když jim byli chyceni. Ještěři syčeli v obou případech, ale syčení trvalo déle při ohrožení predátorem, než při samotném chycení. Syčení bylo doprovázeno agresivními projevy, jako jsou pokusy o kousnutí predátora, nafukování těla a mrskání ocasem. Zvuk pokrývá široký frekvenční rozsah zasahující i do ultrazvuku, přičemž se autoři domnívají, že toto syčení může být odposloucháváno konspicivními jedinci, aby se snížilo jejich vlastní riziko predace, nebo může fungovat jako odstrašující prostředek pro predátory, kteří jsou schopni frekvenční rozsah syčení zaznamenat. To jsou např. dravci a psovitě šelmy, kteří pravděpodobně na tomto druhu predují (konkrétní informace o predátorech nejsou známy). Potenciálními predátory mohou být také hadi, avšak ti jsou citliví na nízkofrekvenční zvuky a pravděpodobně by na syčení nereagovali. Vzhledem k tomu, že u čeledi Leiosauridae, do které se rod *Pristidactylus* řadí, je orální produkce zvuků přítomna u 4 z 5 rodů, mohl by být tento projev ancestrálním znakem (Díaz & Labra 2023).

3.4.6 Opatření proti predaci vaječných snůšek

Vejce plazů jsou náchylná k mnoha druhům predátorů. Jedním ze způsobů, jak samice mnoha druhů plazů snižují predaci svých vajec, je jejich zahrabávání do země nebo hnízd společenského hmyzu. Ještěři druhu mabuja dlouhoocasá (*Eutropis longicaudata* Musfeld et al. 2002) žijící na Orchidejovém ostrově v Taiwanu hlídají svá hnízda před predátory. Tento druh obvykle neposkytuje ochranu svým potomkům. Ovšem v důsledku predace snůšek ze strany vejcožravého hada *Oligodon formosanus* Smith, 1943 se u této populace spustila evoluce rodičovské péče. Bylo prokázáno, že hlídání vaječné snůšky zajišťuje významné zvýšení přežití vajec. Kromě toho se tento predátor v jiných populacích ještěrky, jež rodičovskou péčí nevykazují, nevyskytuje. Pomocí terénního výzkumu bylo zjištěno, že sezónní dostupnost hnízd karety obrovské (*Chelonia mydas* Schweigger, 1812) je příčinou vysoké početnosti hadích predátorů na Orchidejovém ostrově, přičemž hadi konzumují vejce těchto ještěrů, když vejce karet nejsou k dispozici (Pike et al. 2016).

Před predací se však dokáží bránit také samotná mláďata ve vejcích. U plazů je líhnutí snůšky obvykle synchronní. Když se začne líhnout jedno mládě, ostatní jsou zřejmě vyrušena a také se líhnou. Ačkoli to nebylo řádně zkoumáno, líhnutí pravděpodobně uvolňuje chemické signály, které mohou přilákat predátory. Když se tedy vylíhne první mládě, selekce by měla podpořit okamžité vylíhnutí ostatních mláďat ve snůšce a jejich rychlý únik z hnízda. Mláďata leguána vrásčitého (*Plica plica* Burt & Burt, 1931) se při vyrušení potenciálním predátorem vylíhnou rychle všechna najednou (obrázek 13) a rozutečou se z hnízda různými směry, což zapříčinuje zmatení predátora (Vitt & Caldwell 2009).



Obrázek 13: Synchronní líhnutí mláďat *P. plica* v důsledku jejich vyrušení (Vitt & Caldwell 2009)

3.5 Vybrané rody a druhy ještěřů a jejich unikátní antipredační strategie

3.5.1 Rod *Strophurus*

Ještěři rodu *Strophurus* se vyskytují v aridních oblastech Austrálie a v současnosti rozlišujeme 22 popsáných druhů (Nielsen et al. 2016).

Zástupci tohoto rodu se před predátory brání kombinací krypse a deimatického obranného projevu, jehož cílem je predátora překvapit. Za normálních okolností kryptičtí gekoni ukazují při ohrožení predátorovi jasné, barevné a kontrastní plochy ve snaze ho vylekat a odradit. Jsou to např. výrazné ocasní trny, jejichž barva často kontrastuje s barvou kůže (obrázek 14) nebo jasně zbarvená sliznice ústní dutiny, která je typicky modrofialová nebo žlutooranžová (Nielsen et al. 2016). Výjimečně má sliznice normální, růžové zbarvení, jako tomu je u *S. elderi* Wells & Wellington 1984 (Mellvile et al. 2004). Barevná variabilita dutiny ústní je zobrazena na obrázku 14. Nápadné zbarvení dutiny ústní bylo známé již Bustardovi, jenž roku 1964 publikoval článek, ve kterém uvádí charakteristiku druhu *S. williamsi* Wells & Wellington, 1984 (v té době *Diplodactylus williamsi* Kluge, 1963): „Gekon je šedý, ale hrdlo, jazyk a patro ústní dutiny jsou tmavě fialové. Vnitřní okraje spodní i horní čelisti nesou široký pruh jasně modré barvy.“ (Bustard 1964).

Odhalování jasně barevné sliznice predátorovi předchází výjimečnému antipredačnímu mechanismu (nebo ho doprovází), spočívajícím ve vylučování obranného exsudátu (obrázek 15), který je viskózní, lepkavý a vysoce zapáchající. Ten je vylučován z párové kaudální žlázy, která se táhne po celé délce ocasu (Nielsen et al. 2016). Předpokládá se, že tato kaudální žláza je evoluční modifikací tukových tělísek, která zaujímají podobnou pozici u jiných ještěřů, protože většina zástupců rodu *Strophurus* zmíněná tělíška postrádá a jejich místo zaplňuje právě tato žláza (Mellvile et al. 2004). Přítomnost kaudální žlázy souvisí se sníženou frekvencí autotomie ocasu, což naznačuje, že je tento obranný mechanismus funkční (Nielsen et al. 2016).

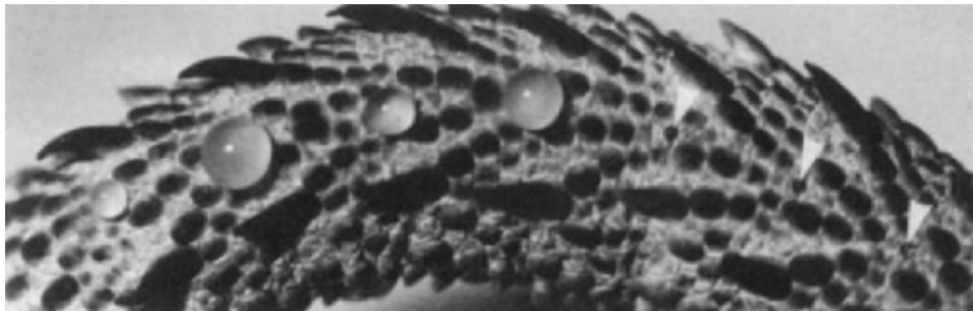
Většina druhů tohoto rodu vystřikuje exsudát směrem k predátorům a mohou tak činit až do vzdálenosti 50 cm (Nielsen et al. 2016). Při obraně se může vyloučit jeho značné množství, což vede ke ztenčení a zcvrknutí ocasu (Bustard 1964). Během vylučování exsudátu je zaujímán charakteristický obranný postoj, který obvykle zahrnuje zvednutí a prohnutí těla, natažení krku a pomalé mávání zdviženým ocasem ze strany na stranu (Mellvile et al. 2004).

Obranná povaha exsudátu byla ověřena laboratorními pozorováními. Lepkavost je nejspíše jeho nejúčinnější vlastnost, protože nebyly pozorovány žádné toxické účinky. U některých druhů má exsudát černou barvu, zatímco u jiných je světle žlutý. Zápach je popisován jako hnilobný a zatuchlý (Rosenberg et al. 1984). Biochemická charakteristika ukazuje, že složení exsudátu je u různých druhů podobné a zahrnuje bílkoviny a glykoproteiny (Mellvile et al. 2004).

Tento pozoruhodný obranný mechanismus spočívající ve vylučování exsudátu pomocí kaudálních žláz se v rámci infrařádu *Gekkota* vyvinul dvakrát, a to nezávisle na sobě. Vyskytuje se také u rodu *Eurydactylodes* Wermuth, 1965 z Nové Kaledonie (Mellvile et al. 2004).



Obrázek 14: Ukázka variability ocasních ostnů a zbarvení sliznice ústní dutiny rodu *Strophurus* (Nielsen et al. 2016)



Obrázek 15: Pohled na hřbet ocasu jedince druhu *S. ciliaris* Wells & Wellington, 1985 těsně po vyloučení exsudátu. Šipky na pravé polovině obrázku ukazují na malé kapky exsudátu (Rosenberg et al. 1984)

3.5.2 Rod *Bradypodion*

Potenciální kořist je často vystavena působení více predátorů, kteří se liší metodami detekce kořisti a mechanismy smyslového vnímání. U živočichů, kteří jsou schopni rychlé změny zbarvení, je jednou z možných strategií přizpůsobení barvy v závislosti na hrozbě, kterou představují různé typy predátorů (Stuart-Fox et al. 2006). Tento jev je nazýván fakultativní krypse a v rámci skupiny ještěřů byla potvrzena u chameleonů rodu *Bradypodion* (Stuart-Fox & Moussalli 2009). Tento rod zahrnuje v současnosti 20 druhů (Uetz et al. 2023), vyskytujících se v jižních a východních částech Jihoafrické republiky, kde obývají širokou škálu biotopů včetně horských i nížinných lesů, travnatých ploch a vřesovišť (Stuart-Fox & Moussalli 2009).

Fakultativní krypse je umožněna na základě fyziologické změny zbarvení, která nastává v důsledku pohybu (rozptýlení nebo naopak koncentrace) granul pigmentu ve specializovaných buňkách nazývaných chromatofory. Tato fyziologická změna barvy je rychlým jevem – trvá milisekundy až hodiny. Její řízení probíhá pod vlivem neuromuskulárního, nebo neuroendokrinního systému, což umožňuje rychlé reakce na změny ve vizuálním prostředí zvířete (Stuart-Fox & Moussalli 2009).

Studie, kterou prováděli Stuart-Fox et al. (2006), se zabývala změnou zbarvení druhu *B. transvaalense* Boycott, 1992 v reakci na 2 typy významných predátorů chameleonů (hadi a ptáci), kteří se značně liší svými zrakovými schopnostmi. Bylo zkoumáno, zda se zbarvení chameleonů liší na základě toho, jakým predátorem je ohrožen. Dále se studie zabývala tím,

zda se reakce na oba typy predátorů a/nebo jejich relativní četnost liší geograficky mezi populacemi.

Bylo zjištěno, že chameleoni vykazovali podobný chromatický (barevný) kontrast na oba typy predátorů, přičemž splývali s přirozeným prostředím. V přítomnosti hadího predátora však vykazovali výraznější achromatický kontrast (laicky řečeno světlejší zbarvení) než v případě ptačího predátora. Tento relativní rozdíl v achromatickém kontrastu vůči oběma typům predátorů byl mezi populacemi konzistentní (Stuart-Fox et al. 2006).

Existují 2 možné interpretace této skutečnosti, které se vzájemně nevylučují. První interpretace říká, že jelikož se hadi typicky přibližují k chameleonovi zespodu, může achromatický kontrast zvyšovat krypsi na pozadí s relativně vysokým osvětlením a kontrastem. Naopak pták, který se ke kořisti typicky přibližuje shora, vnímá chameleona na pozadí s nižším osvětlením a kontrastem, čemuž se chameleon musí přizpůsobit. Predátorem vnímaný achromatický kontrast bude avšak značně záviset na úhlu osvětlení a také úhlu, pod kterým se chameleon nachází. Proto byli v rámci pokusů chameleonům prezentováni oba typy predátorů z více směrů. Přesto se achromatický kontrast měnil pouze v důsledku toho, zda se jednalo o hada nebo ptáka. Úhel výskytu predátora neměl na změnu achromatického zbarvení vliv. Toto zjištění vypovídá o tom, že barevné změny chameleonů mohou být stereotypní reakcí na konkrétní predátory, kteří se liší způsobem vyhledávání kořisti. S tímto objevem souvisí druhé vysvětlení pozorované změny barvy, které říká, že chameleoni přizpůsobují svůj achromatický kontrast vlastnostem zrakového systému predátora. Ptáci vnímají achromatický kontrast při detekci malých cílů, což by vysvětlovalo, proč ho chameleoni v reakci na ptáka vykazují jen slabě. Je zřejmé, že vizuální schopnosti hadů a ptáků jsou rozdílné, avšak není známo, do jaké míry se ptáci a hadi liší v citlivosti na achromatické signály. Přesto je možné, že chameleoni vykazují rozdílné achromatické kontrasty dle vizuálních schopností predátorů (Stuart-Fox et al. 2006).

Stuart-Fox et al. (2006) se kromě rozdílného zbarvení v reakci na odlišné typy predátorů zabývali také tím, zda se liší antipredační tělesné postoje druhu *B. transvaalense* v reakci na hadího a ptačího predátora. Byly pozorovány pouze 3 typy behaviorálních reakcí, při nichž chameleoni buď laterálně zploštili své tělo, končetiny skryli pod tělem a schovali se za větev, nebo se zploštili a následně přetočili na opačnou stranu větve, než kde se nacházel predátor, anebo spadli na zem v těsném klubičku. Poslední zmíněná reakce byla pozorována jen zřídka (10 ze 116 pokusů). Aby se otestovalo, zda pozorované typy chování nejsou pouhou reakcí na pohybující se objekt, byla chameleonům předložena pohybující se větev. Žádný z 16 chameleonů, kterým byla větev předložena, nevykazoval žádný z výše uvedených typů chování. Následně bylo zjištěno, že frekvence pozorovaných 3 typů chování se v reakci jak na ptačího, tak hadího predátora významně nelišila a v naprosté většině případů (88 % pokusů) se chameleoni zploštili a přetočili na opačnou stranu větve (obrázek 16).

Studie, kterou prováděli Stuart-Fox et al. (2008) také testovala změny zbarvení rodu *Bradypodion* na hadí a ptačí predátory, avšak u druhu *B. taeniabronchum* Necas, 1999. Bylo zjištěno, že chameleoni se v reakci na ptačí predátory přizpůsobovali svému prostředí důsledněji, než v reakci na hady, a to v chromatickém i achromatickém zbarvení. Důslednost sladění barev s prostředím byla hodnocena vzhledem jak k ptačímu, tak hadímu vizuálnímu systému.

Existují 2 možná, vzájemně se nevylučující objasnění tohoto zjištění: první tvrdí, že chameleoni musí dosáhnout co nejlepšího maskování proti ptačím predátorům, protože mají lepší schopnost rozlišování barev, než je tomu u hadů (Stuart-Fox et al. 2008). To je způsobeno tím, že ptáci disponují 4 typy čípků, zatímco hadi mají pouze 3 typy (Stuart-Fox et al. 2006). Chameleoni se proto musí co nejvíce sladit s okolním prostředím, aby se proti ptákům účinně maskovali. Druhá interpretace říká, že z důvodu větší hojnosti ptačích predátorů, než těch hadích, chameleoni vyhodnotí ptáka jako vyšší riziko, a proto je kryse v reakci na ptáky důslednější. To ovšem vyvolává otázku, proč se barevná reakce na tyto 2 typy predátorů liší, místo toho, aby chameleoni vykazovali neúčinnější krypsi v obou případech. Jednou z možností jsou fyziologické náklady na změnu zbarvení, které jsou pro chameleona náročné. Chameleoni pravděpodobně své maskování upravují v závislosti na vnímané výši hrozby, přičemž ptáci jsou vnímáni jako větší hrozba v důsledku jejich hojnosti (Stuart-Fox et al. 2008).

Obě tato vysvětlení naznačují, že ptáci představují pro chameleony větší hrozbu predace, ať už z důvodu lepších zrakových schopností nebo větší hojnosti (Stuart-Fox et al. 2008).



Obrázek 16: *B. transvaalense* zaujímavý typický antipredační postoj v reakci na ťuhýka afrotropického (*Lanius collaris* Linné, 1766) (Stuart-Fox et al. 2006)

3.5.3 Rod *Phrynosoma*

V současné taxonomii rozlišujeme 21 druhů ropušníků (*Phrynosoma* spp.) (Uetz et al. 2023). Tito ještěři se vyskytují na území střední a Severní Ameriky, především v suchých a polosuchých biotopech, jako jsou pouště, stepi a oblasti s trnitými křovinami. Jsou to insektivori, přičemž se živí zejména mravenci. Jejich významnými predátory jsou ptáci (především dravci), velcí hadi (Pianka & Parker 1975) a psovité šelmy (Middendorf & Sherbrooke 1992).

Jedním z antipredačních mechanismů rodu *Phrynosoma* je krypse. Jejich zbarvení splývá se substráty v biotopech, v nichž se vyskytují. K ukrytí před predátory slouží také jejich dorsoventrálně zploštělý tvar těla, který snižuje nápadnost zvířete. Trny vyskytující se laterálně po těle zastírají jakýkoli stín obrysu těla, což přispívá k velmi obtížné detekci ještěra, pokud se zrovna nepohybuje. Navzdory účinnosti krypse jsou ještěři někdy odhaleni. Proto začnou prchat, pokud usoudí, že je blížící se predátor odhalil, nebo tak brzy učiní (Cooper & Sherbrooke 2010).

Jestliže přesto dojde ke střetu predátora s kořistí, může se uplatnit antipredační mechanismus spočívající ve speciální morfologii lebky. Lebeční rohy vyrůstající na kaudální části hlavy a nad očima (u obou pohlaví) představují jedinečnou adaptaci proti predátorům, zejména těm, kteří svou kořist požírají vcelku. To jsou např. hadi (Sherbrooke 2003). Tato morfologická vlastnost je spojena s behaviorální obranou, při které ropušníci ventrálně ohýbají hlavu a tím zvedají své rohy, současně s tím prohýbají hřbet nahoru. Toto chování má zapříčinit zabodnutí rohů do ústní dutiny hadů a tím zabránit pozření (Sherbrooke et al. 2022). V rámci výzkumu, který prováděli Sherbrooke et al. (2022), byly simulovány pokusy o pozření těchto ještěřů. Výsledky ukázaly, že zdvihování rohů a prohýbání hřbetu v reakci na predátora je v rámci rodu rozšířené. Autoři se domnívají, že toto chování se vyvinulo společně s lebečními rohy, jakožto současně podpůrné prvky antipredačního systému.

Byly zaznamenány pokusy o pozření užovkou pletenou (*Masticophis flagellum* Shaw, 1802) a chřestýšem západním (*Crotalus atrox* Baird & Girard, 1853), přičemž rohy ještěřů pronikly do tělních stěn těchto hadů a zabránily tak úspěšnému spolknutí. Hadi následně zemřeli. Rohy rodu *Phrynosoma* jsou tedy pro některé predátory potenciálně smrtelné. V některých případech smrti neunikne ani ještěř. Byl nalezen částečně pozřený jedinec *P. cornutum* v trávicí trubici *C. atrox* (obrázek 17) (Sherbrooke et al. 2022).

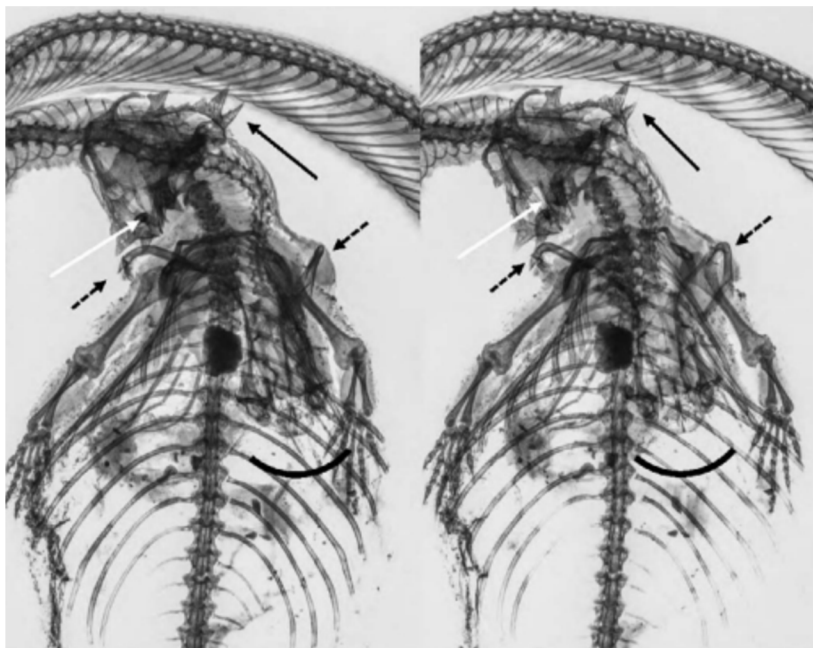
Výsledky pokusu, který prováděli Sherbrooke & Middendorf (2004) ukázaly, že rod *Phrynosoma* tuto obrannou strategii nepoužívá proti všem typům predátorů. Byla zkoumána obraná reakce *P. cornutum* na lišky velkouché (*Vulpes macrotis* Merriam, 1888). Obrana zahrnovala zvednutí ocasu, naklonění hřbetu a mírné stříkání krve z očí, ale zvednutí rohů se neprojevovalo. To je pravděpodobně způsobeno skutečností, že tyto lišky kořist spíše rozčtvrtí, než aby ji polykaly vcelku.

Jak již bylo zmíněno, mnoha druhů rodu *Phrynosoma*, jako je ropušník velký (*P. asio* Cope, 1864), ropušník trnohlavý (*P. cornutum*), ropušník kalifornský (*P. coronatum* Duméril & Bibron, 1837), *P. orbiculare* Linné, 1758, ropušník sluneční (*P. solare* Van Denburgh, 1995) a *P. taurus* Bocourt, 1870 se vyvinul unikátní antipredační mechanismus, který spočívá ve vystřikování krve z oblasti očí (Sherbrooke & Middendorf 2001), a to do vzdálenosti 1 až 2 metrů (Burlison 1942). Bylo

zjištěno, že tato obrana je primárně zaměřena proti psovitým šelmám, jelikož toto chování vyvolávají ve výrazně vyšší míře než jakýkoli jiný typ predátora. Hlavním odstrašujícím prostředkem je chuť krve (Hodges 2004), respektive chemické látky v krvi, které psovitým šelmám vadí. (Middendorf & Sherbrooke 1992). Krev je v menší míře stříkána i v reakci na člověka imitujícího psí chování (Hodges 2004). Někteří jedinci stříkají krev i při chycení do rukou od člověka, to je ale velice vzácné (Sherbrooke & Middendorf 2001).

Sherbrooke et al. (2012) prováděli výzkum tohoto antipredačního chování v reakci na kočkovitou šelmu, konkrétně rysa červeného (*Lynx rufus* Schreber 1777). Byly zkoumány 2 druhy rodu *Phrynosoma*, a to *P. cornutum* a *P. solare*, o kterých je známo, že krev stříkají na psovitě šelmy. U obou těchto druhů bylo zaznamenáno stříkání krve v reakci na rysy, což kontrastuje s četnými studiemi, jejichž výsledkem byla absence stříkání krve na ohrožení ne-psovitými predátory. U rysů byly též zaznamenány negativní reakce na krev po tom, co jim byla stříknuta do ústní dutiny. Rysové vykazovali třesení hlavou, vyplazování jazyka a nadměrnou produkci slin. To ukazuje na potenciální využitelnost proti predátorským hrozbám ze strany rysů.

Co se týče fyziologického mechanismu uvolňování krve, Bruner (1907) vyslovil teorii, že tento jev je založen na silném zvýšení krevního tlaku v očníci a krev vystřikuje z prasklé niktitační membrány. Naproti tomu Burleson (1942) uvedla, že krev unikající z očníkové dutiny přechází do spojivkového vaku, aniž by došlo k protržení niktitační membrány. Burleson (1942), Heath (1964) a Cowles & Bakker (1977) vyslovili hypotézu, že před vypuzením krve z oka do ní může být přidána tekutina ze slzných žláz, včetně Harderovy žlázy. Heathovy studie poskytly vysvětlení pro zvyšování hladiny krevního tlaku v očníkové dutině, ale mnoho detailů o uvolňování a následném vystřikování krve zůstává nejasných (Middendorf & Sherbrooke 1992).



Obrázek 17: Rentgenový snímek částečně pozřeného ropušníka trnohlavého (*P. cornutum*) se zdvihnutými rohy v trávicí trubici chřestýše západního (*C. atrox*). Obě zvířata byla nalezena mrtvá. Dlouhé černé šipky ukazují na temenní rohy, nadočnicové rohy jsou vztyčeny nad očními důlky. Dlouhé bílé šipky ukazují na levý týlní roh, který je orientován vzhůru (pravý týlní roh je zastíněn kostmi). Černé přerušované šipky ukazují na čelisti hada přesahující přes ramena ještěra (Sherbrooke et al. 2022)

3.5.4 Rod *Uroplatus*

Rod ploskorep (*Uroplatus*) z čeledi Gekkonidae zahrnuje v současnosti 22 žijících druhů (Uetz et al. 2023). Jsou to gekoni s noční aktivitou, endemité pralesů Madagaskaru. Vyznačují se svým zvláštním kryptickým vzhledem. Od ostatních gekonů se odlišují dorsolaterálně nebo ventrálně zploštělým tělem, trojúhelníkovitou hlavou a ocasem ve tvaru listu (Ratsoavina et al. 2011).

Rod *Uroplatus* může být rozdělen dle svého kryptického vzhledu do 2 skupin: první skupina se vyznačuje napodobením vzhledu kůry stromů, zatímco druhá napodobuje jejich listy (Quaglia 2023).

Ploskorepi, jenž napodobují kůru, mají trásně na bocích a končetinách, přičemž disponují zploštělým ocasem. Tyto morfologické zvláštnosti jim usnadňují splynutí s kůrou stromu. Kůru napodobuje např. *U. garamaso* Glaw et al. 2023 (obrázek 18). Ten byl celá desetiletí zaměňován za jiného gekona tohoto rodu, a to za ploskorepa Henkelova (*U. henkeli* Böhme & Ibisch 1990) (Quaglia 2023). Jako samostatný druh byl popsán teprve roku 2023. *U. garamaso* se od *U. henkeli* odlišuje menším tělem, užším ocasem, výraznějším zbarvením duhovky a u většiny jedinců absencí černé pigmentace na špičce jazyka. Liší se také svou genitální morfologií (Glaw et al. 2023).



Obrázek 18: Dospělý samec *U. garamaso* (upraveno dle Glaw. et al. 2023)

Zástupci skupiny, která napodobuje listy, je např. ploskorep fantastický (*U. phantasticus* Boulenger, 1888) a *U. ebenau* Boettger, 1879. Tito gekoni si jsou vzhledově velmi podobní. Oba vykazují morfologii, která připomíná odumřelý, rozpadající se list. Základní barva obou těchto druhů je hnědá, šedá nebo oranžová. Jejich pokožka má vzor, který věrně napodobuje žilnatinu listů, jak je vidět na obrázku 19. Ocas druhu *U. phantasticus* je delší a propracovanější v detailech, často na něm chybí kusy okrajů, což dává ocasu celkový vzhled rozkládajícího se nebo hmyzem porušeného listu (Spiess 2024). Jejich tělo je laterálně zploštělé, což jim umožňuje být dokonalým příkladem fytomimézy i v rámci rodu (Dubyna et al. 2020). Díky této kryptické morfologii a zbarvení jsou ve svém přirozeném prostředí prakticky neviditelní (Spiess 2024).



Obrázek 19: Ploskorep fantastický (*U. phantasticus*) (upraveno dle Dubyna et al. 2020)

3.5.5 Rod *Tiliqua*

Současná taxonomie rozeznává 7 druhů rodu *Tiliqua*. Jsou to denní, všežraví ještěři vyskytující se v Austrálii, východní Indonésii a Papui-Nové Guineji (Abramjan et al. 2015). Obecně jsou hnědí, nevýrazní, někdy s tmavšími pruhy (Badiane et al. 2018). Významnými predátory jsou dravci, mimo ně pro tilikvy představují nebezpečí i jiní ptáci, jako jsou ledňáci (*Dacelo* spp.), nebo krkavci (*Corvus* spp.). Predátory ze skupiny plazů představují hadi z čeledi korálovcovití (Elapidae) a ještěři rodu varan (*Varanus*) (Abramjan et al. 2015).

Tilikvy se vyznačují velkými, modrými, masitými jazyky (Abramjan et al. 2015), které jsou na špičce úzké, na bázi široké a lze je snadno zploštit a rozšířit (Badiane et al. 2018). Jazyk je těmito ještěři často odhalován, pokud se cítí být v nebezpečí nebo jsou podrážděni, jak je zobrazeno na obrázku 20. Tilikvy široce rozevírají tlamu a plaší predátora tím, že jazyk vystavují uvnitř tlamy tak, že zvedají jeho základnu, zatímco špičku drží dole, nebo vystrčí celý jazyk směrem k predátorovi. Takové chování může být doprovázeno nafukováním těla nebo syčením (Abramjan et al. 2015).

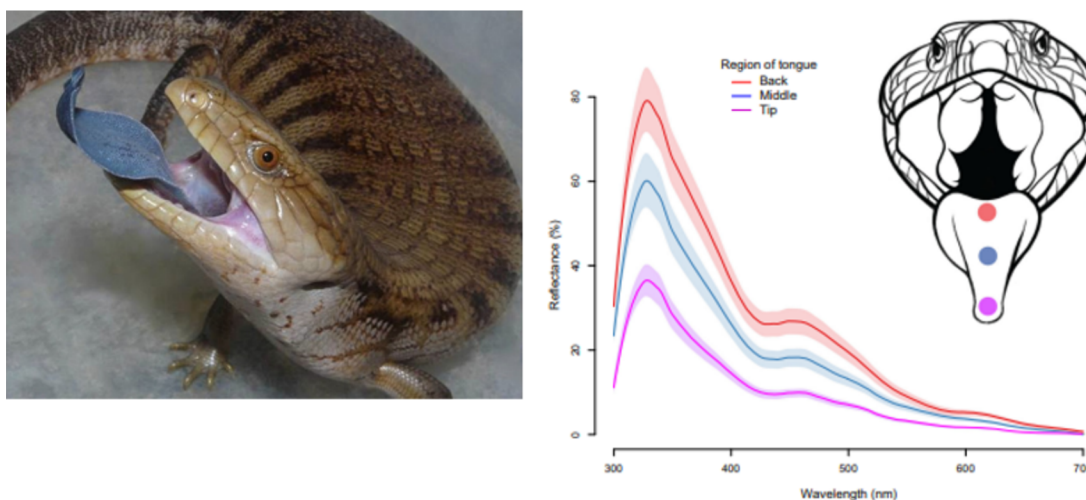
U tilikvy obrovské (*Tiliqua gigas* Schneider, 1801) bylo prokázáno, že jazyk odráží UV záření (Abramjan et al. 2015), přičemž se předpokládá, že většina predátorů rodu *Tiliqua* je schopna UV záření pozorovat (Badiane et al. 2018).

Výzkum, který prováděli Badiane et al. (2018), přinesl mimo jiné výsledky týkající se nápadnosti jazyka pro predátory. Jazyk poddruhu *Tiliqua scincoides intermedia* Mitchell, 1955 byl pozorován ptačími a ještěřními vizuálními modely. Bylo zjištěno, že zbarvení báze jazyka je nejjasnější, přičemž střed jazyka je méně jasný a jeho špička nejméně. Gradient jasu modrého zbarvení je zobrazen na obrázku 20. Významné rozdíly byly také v achromatickém (nebarevném) kontrastu proti pozadí, jež představovala půda, a to jak pro ptačí, tak i ještěři vizuální systém – gradient od báze jazyka (nejnápadnější) ke špičce jazyka (nejméně nápadná). Chromatický (barevný) kontrast se při použití ptačího i ještěřního zrakového vizuálního modelu významně nelišil.

Behaviorální testy ukázaly, že ptačí a liščí predátoři vyvolávaly projevy ukazování jazyka častěji a výrazněji (to znamená, že jazyk byl odhalován tak výrazně, že byla zjevná i jeho nejjasněji zbarvená báze), než tomu bylo u predátorů z řad hadů a ještěřů. Tilikvy také ukazovaly své jazyky výrazněji během intenzivních útoků predátorů, jež představují vysoké riziko, než tomu bylo během jednotlivého útoku, jenž představuje střední riziko. Tyto výsledky

behaviorálních testů jsou v souladu s teorií deimatických projevů, čemuž nasvědčují také následující zjištění: Za prvé, modrý jazyk odrážející UV záření je pro ptačí vizuální systém obzvláště nápadný a vykazuje výraznou gradaci jasu. Za druhé, zbarvení jazyka je primárně skryto a tím je umožněn náhlý přechod mezi nenápadným a nápadným stavem. Tilikvy navíc používaly tyto projevy nejvýrazněji (kdy byla viditelná i nejjasnější báze) při závěrečné fázi predace, kdy jim hrozilo největší riziko (Badiane et al. 2018).

Vzácně se tilikvy vrhly na útočícího predátora a kously ho, což otevírá možnost, že projevy předvádění modrého jazyka jsou ve skutečnosti aposematische a signalizují neprospěšnost kořisti. Avšak vzhledem k tomu, že v naprosté většině případů tilikvy na predátora nezaútočily, je nepravděpodobné, že by se predátoři naučili vyhýbat jejich lovu. Pokus o kousnutí je pravděpodobně obrannou reakcí používanou v případě, že deimatický projev predátora neodradil (Badiane et al. 2018).



Obrázek 20: vlevo: poddruh *T. s. intermedia* v reakci na simulovaný útok modelového predátora, vpravo: gradient jasu modrého zbarvení jazyka u *T. s. intermedia* (Badiane et al. 2018)

3.5.6 Druh *Chlamydosaurus kingii*

Agama límcová (*Chlamydosaurus kingii*) je denní arboreální ještěř žijící v severní části Austrálie a jižní části Papui-Nové Guineji. Obývá lesní, savanové biotopy. Jejimi nejvýznamnějšími predátory jsou ptáci, a to zejména luňák hvízdavý (*Haliastur sphenurus* Vieillot, 1818) a luňák hnědý (*Milvus migrans* Boddaert, 1783) (Perez-Martinez et al. 2019).

C. kingii se vyznačuje výrazným roztažitelným kožním límcem, jež se táhne od báze hlavy až za krk (Perez-Martinez et al. 2019). V poměru k velikosti těla je límeček jednou z největších a nejnápadnějších struktur, které lze u jakéhokoli živočišného druhu spatřit (Shine 1990). Při roztažení může být až 6krát širší než samotná hlava (Perez-Martinez et al. 2019). Límeček je podepřen jazylkovou chrupavkou a pokrytý velkými šupinami. Obvykle tento límeček přilehlá k tělu a roztahován je při vnitrodruhové komunikaci (např. při projevech teritoriálních samců) a v reakci na predátory (Shine 1990), jak je zobrazeno na obrázku 21.

Behaviorální testy prokázaly, že roztahování límce odpovídá deimatickému chování. Jedná se tedy o snahu predátora zastrašit. Roztažení límce výrazně zvětšuje zdánlivou velikost ještěra, což může útok predátora zpomalit nebo ho zastavit. Kromě toho může samotný límec sloužit k odvedení pozornosti od těla – útoky soustředěné na límec by pravděpodobně ještěra neohrozily na životě. *C. kingii* roztahuje límec nejčastěji v závěrečných fázích setkání s predátorem, kdy dochází k jeho bezprostřední blízkosti. Límec může být roztažen také v návaznosti na hrozbu ve vzdálenosti 10-50 m, tyto případy jsou ale vzácné a byly zaznamenány zejména v reakci na vozidlo, které představuje velkou, hlučnou a rychle se pohybující hrozbu (Perez-Martinez et al. 2019).

Kromě samotného roztažení límce se u tohoto druhu vyskytuje také změna zbarvení v důsledku hrozby. Přechází z kryptického do nápadného zbarvení, což přispívá k vyvolání úleku predátora. Při obranném projevu ještěr odhaluje predátorovi barevné skvrny na límci a na patře dutiny ústní, které jsou v klidovém stavu skryté. Tyto barevné skvrny jsou ptačími predátory velmi dobře pozorovatelné. Roztahování límce a otevírání dutiny ústní jsou behaviorálně propojeny a ani jedno toto chování nebylo pozorováno izolovaně, barevné skvrny na patře ještěra jsou tedy důležitou součástí tohoto deimatického projevu. Skvrna v dutině ústní obsahuje silnou ultrafialovou složku. Dvě silně kontrastní bílé skvrny, které jsou umístěny po stranách otevřené tlamy, evokují v predátorovi vzhled očí. Červenooranžová skvrna je umístěna na spodních záhybech límce. Mláďata mají tyto skvrny nápadnější než dospělci, protože jsou menší a zranitelnější a tím pádem podléhají silnějšímu predatornímu tlaku (Perez-Martinez et al. 2019).

Deimatické projevy se většinou vyskytují u živočichů, kteří se pohybují relativně pomalu a predátorovi by pravděpodobně neunikli. Agama límcová je ale rychlé a mrštné zvíře. Proto se předpokládá, že primární aktivní obranu představuje útěk a následný úkryt před predátorem, zatímco límec je roztažen pouze při bezprostředním ohrožení, kdy se útěk zdá nepravděpodobný (Perez-Martinez et al. 2019).



Obrázek 21: Dospělý samec *C. kingii* deimaticky reagující na ohrožení (Shine 1990)

3.5.7 Druh *Intellagama lesueurii*

Ačkoliv jsou ještěři rozmanitější na souši, některé druhy nezávisle na sobě pronikly do vodních biotopů. Jedním z těchto ještěřů je agama vodní (*Intellagama lesueurii*) obývající pobřežní zóny východní Austrálie. Jedná se o semiakvatického, omnivorního ještěře, který se převážně živí masem, přičemž loví zejména malé obratlovce a hmyz (Doody et al. 2014).

Jedním z možných důvodů, proč se některé druhy včetně tohoto přizpůsobily vodnímu prostředí, je snížené riziko predace. *I. lesueurii* při bezprostředním ohrožení uniká do vody a některé populace ve vodním prostředí také spí. Potravu ovšem vyhledává na souši. Bylo zkoumáno, jak antipredační mechanismy tohoto druhu odpovídají riziku predace známými predátory (Doody et al. 2014).

Existuje 25 známých predátorů tohoto druhu, z toho je valná většina suchozemská. Významné predátory představují ptáci, zejména dravci, dále hadi a ještěři. Predátoři z řad ptáků jsou např. jestřáb australský (*Accipiter fasciatus* Vigors & Horsfield, 1827), raroh proměnlivý (*Falca berigora* Vigors & Horsfield, 1827, nebo orel klínoocasý (*Aquila audax* Latham, 1801). Hadí predátory představují druhy jako bojga hnědá (*Boiga irregularis* Merrem, 1802), stromovec zelený (*Dendrelaphis punctulatus* Gray, 1827), pakobra východní (*Pseudonaja textilis* McDowell, 1967) (obrázek 22) a pakobra diamantová (*Austrelaps superbis* Cogger, 1983). Ze skupiny ještěřů na tomto druhu preduje varan pestrý (*Varanus varius* Merrem, 1820) a varan Rosenbergův (*Varanus rosenbergi* Storr, 1980). I někteří savci se podílejí na predaci *I. lesueurii*. Konkrétně se jedná o psa domácího (*Canis familiaris* Linné, 1758) a kočku domácí (*Felis catus* Linné, 1758). Vodní predátoři tohoto druhu jsou velice vzácní. Je to úhoř australský (*Anguilla australis* Richardson, 1841) a pstruh duhový (*Oncorhynchus mykiss* Walbaum, 1792) (Doody et al. 2014).

Únik do vody představuje efektivní antipredační strategii proti suchozemským predátorům, protože většina z nich by svou kořist nenásledovala pod vodu, na rozdíl od suchozemských úkrytů, kam by pravděpodobně predátoři neměli problém ještěře pronásledovat. Navíc skok do vody je obecně jednodušší než útěk do nory, štěrbin, nebo dutiny stromu. Efektivita úniku do vody jakožto antipredační strategie byla potvrzena pozorováním interakce mezi hadem druhu *P. textilis* a mladým jedincem *I. lesueurii*. Ještěr byl hadem pronásledován, avšak jakmile se potopil na dno vodní plochy, had ho nenásledoval. Ještěři jsou po úniku do vody schopni nehybně ležet na dně a mohou zůstat ponořeni až 90 minut (Doody et al. 2014).

Spánek pod vodou může přinášet ochranu před nočními suchozemskými predátory a zároveň poskytovat tepelnou výhodu, neboť teplota vody bývá obvykle vyšší než teplota vzduchu v noci. Tento jev může být druhotně vyvinutou adaptací, neboť u některých jedinců a populací byl pozorován spánek i nad hladinou vody (Doody et al. 2014).



Obrázek 22: Dospělý samec druhu *P. textilis* predující na dospělé samici *P. lesueurii*. Barva na hadovi sloužila k individuální identifikaci jedinců v rámci jiné studie (Doody et al. 2014)

3.5.8 Druh *Moloch horridus*

Moloch ostnitý (*Moloch horridus*) je druh ještěra z čeledi agamovití (Agamidae), který obývá pouštní oblasti západní a jižní Austrálie. Živí se výhradně mravenci, což ho řadí mezi myrmekofágy. Jeho známými predátory jsou australská domorodci (Austrálci) a drop australský (*Ardeotis australis* Gray, 1829). Pravděpodobně na tomto druhu predují také draví ptáci a psovitě šelmy, jako je dingo (*Canis lupus dingo* Meyer, 1793) a liška obecná (*Vulpes vulpes* Linné, 1758) (Pianka & Pianka 1970).

M. horridus je charakteristický svými trny, které se nacházejí na většině jeho těla. Navzdory vzhledové podobnosti se zástupci rodu *Phrynosoma* jim není blízké příbuzný (Graham 2012). Znaky, které spolu sdílí, jsou tedy výsledkem konvergentní evoluce. Oproti trnům *Phrynosoma* spp., nemají trny molocha ostnitého kostěnou strukturální oporu. Mezi tyto trny patří například ty, které nápadně vystupují nad každým okem a představují podobnou výzbroj jako nadočnicové kostěné rohy u *Phrynosoma* spp. Moloch ostnitý disponuje také velkým hrbolem na zátylku (obrázek 23), který je rovněž osázen trny (Sherbrooke et al. 2022). Dříve se předpokládalo, že tento hrbol slouží jako zásobárna tuku, ze které může ještěr čerpat při nedostatku potravy. Avšak u hladovějících ještěrů nebylo zaznamenáno zmenšení hrbolu (Pianka & Pianka 1970). Dnes je tato struktura někdy označována jako „falešná hlava“, která má za úkol zmást predátory. Byli pozorováni jedinci v přírodě, kteří o tuto vyčnívající strukturu přišli, zřejmě v důsledku předchozího napadení predátorem. Podobně jako *Phrynosoma* spp., i *M. horridus* využívá behaviorální prezentaci ke zvýšení viditelnosti svých ostnitých obranných prostředků (Sherbrooke et al. 2022). Když je napaden, stahuje ochranně hlavu dolů mezi přední končetiny, čímž odhaluje tento trnitý hrbol na místě, které obvykle zaujímá hlava (Pianka & Pianka 1970).

Kromě toho je tento druh značně pestrobarevný, což mu zajišťuje účinné maskování na červeném písku a šterku pouště (obrázek 23) (Graham 2012). Moloch ostnitý má velmi

charakteristický pohyb. Jeho kroky jsou krátké a pomalé. Když se k němu přiblíží člověk, jenž představuje potenciálního predátora, obvykle ztuhne, často v polovině kroku a se zdviženým ocasem. V tomto postoji připomíná mrtvou, trnitou rostlinu a je snadno přehlédnutelný, což také přispívá k účinnosti krypse (Pianka & Pianka 1970).



Obrázek 23: Vlevo je možno pozorovat „falešnou hlavu“ molocha ostnitého, vpravo je ukázka jeho kryptického vzhledu v přirozeném prostředí (upraveno dle Graham 2012)

3.5.9 Druh *Ouroborus cataphractus*

Kruhochvost štítnatý (*Ouroborus cataphractus*) obývá západní oblasti Jihoafrické republiky, kde se typicky vyskytuje v suchých, skalnatých a sukulentních biotopech (Mouton et al. 1999). Tento druh byl v roce 2011 zařazen do monotypického rodu *Ouroborus*, předtím byl klasifikován jako člen rodu *Cordylus* (Uetz et al. 2023).

O. cataphractus se vyznačuje behaviorálním antipredačním mechanismem, který spočívá ve stočení se do klubička a chycení ocasu do tlamě. Tímto způsobem chrání své měkké břicho, zatímco obrněná část těla je vystavena predátorům. Toto chování se nápadně podobá obraně pásovců, a proto je tento druh v angličtině běžně označován jako „armadillo lizard“ (Fogel 2003).

Při ohrožení se ještěr nejprve sklání bočně a zahryzává se do ocasu přibližně ve dvou třetinách od jeho báze. Poté, co je ocas pevně uchopen v tlamě, jsou hlava i ocas posunuty tak, aby bylo břicho zakryto. Následně jsou všechny 4 končetiny přeloženy přes břicho a ještěr se přetáčí na záda (obrázek 24). Ještěr v této pozici setrvává, dokud se cítí ohrožen nebo vnímá pohyb (Mouton et al. 1999).

Mouton et al. (1999) uvádějí, že při sběru jedinců tohoto druhu pro následný výzkum se všech 134 odchycených exemplářů pokusilo stočit do klubička, aniž by se některý z nich pokusil kousnout sběrače. Je však zaznamenáno, že jedinci tohoto druhu se v lidské péči chovají zřídka tímto defenzivním způsobem (Fogel 2003).

Kousání do ocasu jako obranný mechanismus se nevyskytuje jen u kruhochvosta štítnatého, ale bylo pozorováno i u některých druhů rodu *Cordylus*. Nicméně u *O. cataphractus* je toto defenzivní chování velmi hojně využíváno, zatímco u rodu *Cordylus* se jedná spíše o příležitostnou obranu (Mouton et al. 1999).

Jak již bylo zmíněno, kruhochvost štítnatý disponuje také morfologickým antipredačním mechanismem. Ostré ostny na ocase a končetinách spolu se silnými osteodermálními destičkami na hřbetní části těla tvoří účinnou ochranu proti predátorům. Silný

pancíř, zejména pak ostny, ztěžují predátorům vyprostit ještěra ze skalních štěrbin (Mouton et al. 1999). Experimentální studie, které zkoumaly *O. cataphractus* a některé obrněné druhy rodu *Cordylus*, prokázaly, že pancéřování ještěři využívají nebezpečnější stanoviště a v přítomnosti predátorů prchají méně často, než je tomu u druhů pancířem nechráněných. Pancéřování snižuje rychlost a manévrovací schopnosti ještěřů, avšak není známo, zda jde o negativní důsledek obrnění, nebo zda se jedná o snižování energetických nákladů, jež si ještěr může dovolit díky tomuto obrnění (Losos et al. 2002).



Obrázek 24: *O. cataphractus* v defenzivní pozici (Mouton et al. 1999)

3.5.10 Druh *Norops meridionalis*

Norops meridionalis Nicholson, 2002 se vyskytuje v savanových biotopech, obvykle v blízkosti půdy nebo nízkých travin a keřů. U jedinců z oblasti Cerrado v Jižní Americe byla zaznamenána změna zbarvení v důsledku sezónních požárů. Kůže těchto jedinců vykazuje tmavší zbarvení než u jedinců vyskytujících se v nevypálených oblastech. To jim pomáhá maskovat se ve spálené vegetaci. Mimo tmavé kůže jim maskování usnadňuje žlutý podélný hřbetní pruh, který umožňuje připodobnění k částečně spáleným listům, které si zachovávají mediální hlavní žílu žlutou. Tento dosud neznámý typ krypte je nazýván pyrogenní kamufláž (Miranda et al. 2022). Srovnání běžného zbarvení a zbarvení v důsledku požárů je možno pozorovat na obrázku 25. Miranda et al. (2022) se domnívají, že stresující požár vyvolává změnu zbarvení, která se po určité době vrátí k původnímu, světlejšímu zbarvení.



Obrázek 25: Kamufláž a změna zbarvení u *N. meridionalis* z oblasti Cerrado související s požáry. (A) kryptické zbarvení typické pro jedince v nevypálených oblastech, (B) pyrogenní kamufláž ve vypálené oblasti Cerrado v národním parku Emas, (C) pyrogenní kamufláž ve vypálené oblasti ve státě Bahia, Brazílie (Miranda et al. 2022)

4. Závěr

- Cílem práce bylo vytvořit ucelený přehled běžně využívaných antipredačních strategií ještěřů a dále se specificky zaměřit na obranné mechanismy vybraných rodů a druhů.
- Antipredační strategie v rámci skupiny ještěři jsou velmi různorodé, přičemž některé z nich jsou charakteristické pro většinu ještěřů (kaudální autotomie, krypse), zatímco jiné jsou specifické pro menší taxonomické skupiny, nebo jen některé jejich zástupce (např. vylučování krve z očí u *Phrynosoma* spp.)
- Shodné antipredační obranné mechanismy u různých taxonomických skupin mohou být zděděny od společného předka (např. orální zvuková produkce u čeledi Leiosauridae), nebo mohou být výsledkem konvergentní evoluce (např. rohy a ostny u *Phrynosoma* spp. a *M. horridus* nebo schopnost plachtění u zástupců rodu *Draco* a některých rodů gekonů).
- Antipredační mechanismy se od sebe mohou lišit v závislosti na typu nejčastějších predátorů, obývaném prostředí nebo biologii jednotlivých taxonů.
- Morfologické, případně fyziologické antipredační strategie se v mnoha případech uplatňují zároveň s behaviorálními, přičemž společně tvoří kompletní obranu před predátory.

5. Literatura

Abramjan A, Bauerová A, Somerová B, Frynta D. 2015. Why is the tongue of blue-tongued skinks blue? Reflectance of lingual surface and its consequences for visual perception by conspecifics and predators. *The Science of Nature* **102** (e42) DOI: 10.1007/s00114-015-1293-4

Ananjeva NB, Gordeev DA, Korost DV. 2021. The Review of the Autotomy of Agamid Lizards with Considerations about the Types of Autotomy and Regeneration. *Journal of Developmental Biology*. **9**(3):1-21.

Arnold EN. 1987. Caudal autotomy as a defense. *Biology of Reptilia* **16**:235-273.

Arnold EN. 1984. Evolutionary aspects of tail shedding in lizards and their relatives. *Journal of Natural History* **18**:127-169.

Badiane A, Carazo P, Price-Rees SJ, Ferrando-Bernal M, Whiting MJ. 2018. Why blue tongue? A potential UV-based deimatic display in a lizard. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **72**(7):1-11.

Baeckens S, Llusia D, García-Roa R, Martín J. 2019. Lizard calls convey honest information on body size and bite performance: a role in predator deterrence? *Behavioral Ecology and Sociobiology* **73** (e87) DOI: 10.1007/s00265-019-2695-7.

Bellairs DA, Bryant SV. 1985. Autotomy and regeneration in reptiles. *Biology of the Reptilia* **15**(5):301-410.

Blanchard RJ, Blanchard DC, Rodgers J, Weiss SM. 1990. The characterization and modelling of antipredator defensive behavior. *Neuroscience & biobehavioral reviews* **14**:463-472.

Bruner HL. 1907. On the Cephalic Veins and Sinuses of Reptiles: With Description of a Mechanism for Raising the Venous Blood-pressure in the Head. *American Journal of Anatomy* **7**(1):1-117

Bryant SV, Endo T, Gardiner DM. 2002. Vertebrate limb regeneration and the origin of limb stem cells. *The international journal of developmental biology* **46**:887-896.

Burleson GL. 1942. The Source of the Blood Ejected from the Eye by Horned Toads. *Copeia* **1942**(4):246-248.

Bustard HR. 1964. Defensive Behavior Shown by Australian Geckos, Genus *Diplodactylus*. *Herpetologica* **20**(3):198-200.

- Capshaw G, Willis KL, Han D, Bierman HS. 2021. Reptile sound production and perception. Pages 101-118 in Rosenfeld CS, Hoffmann F, editors. Neuroendocrine Regulation of Animal Vocalization. Elsevier Inc., Amsterdam.
- Caro TM. 2005. Antipredator defenses in birds and mammals. University of Chicago press, Chicago.
- Caro TM, Ruxton G. 2019. Aposematism: Unpacking the Defences. Trends in Ecology & Evolution **34**(7):595-604.
- Clark CW. 1994. Antipredator behavior and the asset-protection principle. Behavioral ecology **5**(2):159-170.
- Clause AR, Capaldi EA. 2006. Caudal autotomy and regeneration in lizards. Journal of Experimental Zoology Part A: Comparative Experimental Biology **305**(12):965-973.
- Cooper WE, Pérez-Mellado V, Vitt LJ. 2004. Ease and effectiveness of costly autotomy vary with predation intensity among lizard populations. Journal of Zoology **262**(3):243-255.
- Cooper WE, Sherbrooke WC. 2010. Initiation of Escape Behavior by the Texas Horned Lizard (*Phrynosoma cornutum*). Herpetologica **66**(1):23-30.
- Cowles RB, Bakker ES. 1977. Desert Journal: reflections of a naturalist. University of California Press, California.
- Díaz S, Labra A. 2023. Exploring Sound Emission of the Lizard *Pristidactylus valeriae*. Animals 13 (e3813) DOI: 10.3390/ani13243813
- Doody JS, Harlow P, Douglass D, Thiem JD, Broadhurst B, Trembath D, Olsen J, Fuentes E, Rose T. 2014. Patterns of predation and antipredator behavior in the australian water dragon, *Physignathus lesueurii*. Herpetological Conservation and Biology **9**(1):48-56.
- Downes S, Hoefler AM. 2004. Antipredatory behaviour in lizards: interactions between group size and predation risk. Animal Behaviour **67**(3):485-492.
- Dubyna A, Marushchak O, Sherstiuk A, Tkach A. 2020. Satanic leaf-tailed gecko (*Uroplatus phantasticus*). BION Terrarium Center. Available from https://bion.com.ua/news_article/satanic-leaf-tailed-gecko-uroplatus-phantasticus-care-sheet/ (accessed February 2024).
- Duellman WE, Trueb L. 1986. Biology of Amphibians. McGraw-Hill Inc., New York.

- Eifler DA, Eifler MA, Garrison GE, Grotbeck VL. 2022. Escape angles for solitary animals and groups of the lizard *Pholidoscelis fuscatus*. *Ethology Ecology & Evolution* **35**(2):125-133.
- Fogel G. 2003. The Art of Armadillo Lizards (*Cordylus cataphractus*): Fifteen Years of Captive Observations. *The Bulletin of the Chicago Herpetological Society* **38**(6):113-119.
- Frankenberg E. 1975. Distress calls of gekkonid lizards from Israel and Sinai. *Israel Journal of Zoology* **24**:43-53.
- Gardner C, Jasper L. 2015. A fish-scaled gecko (*Geckolepis* sp.) escapes predation by a velvet gecko (*Blaesodactylus* sp.) through skin shedding. *Herpetology Notes* **8**:479-481.
- Gillis G, Higham TE. 2016. Consequences of lost endings: caudal autotomy as a lens for focusing attention on tail function during locomotion. *Journal of Experimental Biology* **219**(16):2416-2422.
- Glaw F, Köhler J, Ratsoavina FM, Raselimanana AP, Crotinni A, Gehring PS, Böhme W, Scherz MD, Vences M. 2023. A new large-sized species of leaf-tailed gecko (*Uroplatus*) from northern Madagascar. *Salamandra* **59**(3):239-261.
- Graham SP. 2012. The Top End of Down Under: The Amphibians and Reptiles of Northern Territory, Australia. *Reptiles & Amphibians* **19**(1):14-41.
- Greene HW. 1988. Antipredator mechanisms in reptiles. Pages 1-152 in Huey RB, editor. *Biology of the reptilia*. Branta books, Ann Arbor.
- Grotbeck VL, Garrison GE, Eifler MA, Eifler DA. 2019. Characteristics of grouping in the Dominican Ground Lizard *Pholidoscelis fuscatus* (Fitzinger, 1843). *Herpetology Notes* **12**:273-278.
- Heath JE. 1964. Head-body temperature differences in horned lizards. *Physiological Zoology* **37**(3):273-279.
- Hennig CW, Dunlap WP, Gallup GG. 1976. The Effect of Distance Between Predator and Prey and the Opportunity to Escape on Tonic Immobility in *Anolis carolinensis*. *The Psychological Record* **26**:313-320.
- Hodges WL. 2004. Defensive blood squirting in *Phrynosoma ditmarsii* and a high rate of human-induced blood squirting in *Phrynosoma asio*. *The Southwestern Naturalist* **49**(2):267-270.

- Humphreys RK, Ruxton GD. 2018. A review of thanatosis (death feigning) as an anti-predator behaviour. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **72** (e22) DOI: 10.1007/s00265-017-2436-8
- Chapple DG, Swain R. 2002. Distribution of energy reserves in viviparous skink: Does tail autotomy involve the loss of lipid stores? *Austral Ecology* **27**:565-572.
- Chippaux JP, Amri K. 2020. Severe *Heloderma* spp. envenomation: a review of the literature. *Clinical Toxicology* **59**(3):179-184.
- Kavaliers M, Choleris E. 2001. Antipredator responses and defensive behavior: ecological and ethological approaches for the neurosciences. *Neuroscience & biobehavioral reviews* **25**:577-586.
- Khandelwal PC, Ross SD, Dong H, Socha JJ. 2023. Convergence in Gliding Animals: Morphology, Behavior, and Mechanics. Pages 391-429 in Bels VL, Russell AP, editors. *Convergent Evolution*. Springer, Berlín.
- Komárek S. 2016. Mímkry a příbuzné jevy: Dějiny poznávání a výkladu vnějšího vzhledu živých organismů. Academia, Praha.
- Losos JB, Mouton P le FN, Bickel R, Cornelius I, Ruddock L. 2002. The effect of body armature on escape behaviour in cordylid lizards. *Animal Behaviour* **64**(2):313-321.
- Mackessy SP. 2010. The Field of Reptile Toxinology: Snakes, Lizards, and Their Venoms. Pages 3-23 in Mackessy SP, editor. *Handbook of Venoms and Toxins of Reptiles*. CRC Press Inc, Londýn.
- Mackessy SP. 2021. Reptile Venoms and Toxins: Unlimited Opportunities for Basic and Applied Research. Pages 3-18 in Mackessy SP, editor. *Handbook of Venoms and Toxins of Reptiles 2nd Edition*. CRC Press Inc, Londýn.
- McCormick S, Polis GA. 1982. Arthropods that prey on vertebrates. *Biological reviews* **57**(1):29-58.
- McElroy EJ. 2019. Antipredator Behavioral Mechanisms: Avoidance, Deterrence, Escape, and Encounter. Pages 143-188 in Bels VL, Russell AP, editors. *Behavior of Lizards: Evolutionary and Mechanistic Perspectives*. Taylor & Francis Group, Boca Raton.
- McGuire JA, Dudley R. 2011. The Biology of Gliding in Flying Lizards (genus *Draco*) and their Fossil and Extant Analogs. *Integrative and Comparative Biology* **51**(6):983-990.

- Mellville J, Schulte JA, Larson A. 2004. A molecular study of phylogenetic relationships and evolution of antipredator strategies in Australian *Diplodactylus* geckos, subgenus *Strophurus*. *Biological Journal of the Linnean Society* **82**:123-138.
- Meyer V, Preest MR, Lochetto SM. 2002. Physiology of original and regenerated lizard tails. *Herpetologica* **58**(1):75-86.
- Middendorf GA, Sherbrooke WC. 1992. Canid Elicitation of Blood-Squirting in a Horned Lizard (*Phrynosoma cornutum*). *Copeia* **1992**(2):519-527.
- Miranda RB, Klaczko J, Tonini JFR, Brandão RA. 2022. Escaping from predators: a review of Neotropical lizards defence traits. *Ethology Ecology & Evolution* **35**(4):377-407.
- Moravec J, et al. 2015. Fauna ČR: Plazi. Academia, Praha.
- Mouton P le FN, Flemming AF, Kanga EM. 1999. Grouping behaviour, tail-biting behaviour and sexual dimorphism in the armadillo lizard (*Cordylus cataphractus*) from South Africa. *Journal of Zoology* **249**(1):1-10.
- Nielsen SV, Oliver PM, Laver RJ, Bauer AM, Noonan BP. 2016. Stripes, jewels and spines: further investigations into the evolution of defensive strategies in a chemically defended gecko radiation (*Strophurus*, Diplodactylidae). *Zoologica Scripta* **45**(5):481-493.
- Pensabene E, Yurchenko A, Kratochvíl L, Rovatsos M. 2023. Madagascar leaf-tail geckos (*Uroplatus* spp.) share independently evolved differentiated ZZ/ZW sex chromosomes. *Cells* **12**(2) (e12020260) DOI: 10.3390/cells12020260
- Perez-Martinez CA, Riley JL, Whiting MJ. 2019. Uncovering the function of an enigmatic display: antipredator behaviour in the iconic Australian frillneck lizard. *Biological Journal of the Linnean Society* **129**(2):425-438.
- Pianka ER, Pianka HD. 1970. The Ecology of *Moloch horridus* (Lacertilia: Agamidae) in Western Australia. *Copeia* **1970**(1):90-103.
- Pianka ER, Parker WS. 1975. Ecology of horned lizards: a review with special reference to *Phrynosoma platyrhinos*. *Copeia* **1975**(1):141-162.
- Pike DA, Clark RW, Manica A, Tseng HY, Hsu JY, Huang WS. 2016. Surf and turf: predation by egg-eating snakes has led to the evolution of parental care in a terrestrial lizard. *Scientific Reports* 6 (e22207) DOI: 10.1038/srep22207.
- Quaglia S. 2023. This Gecko's Camouflage Is So Good, It Masqueraded as Another Species. *The New York Times*, New York. Available from

<https://www.nytimes.com/2023/08/25/science/gecko-camouflage-tree-bark.html> (accessed January 2024).

Ratsoavina FM, Louis EE, Crottini A, Randrianaina RD, Glaw F, Vences M. 2011. A new leaf tailed gecko species from northern Madagascar with a preliminary assessment of molecular and morphological variability in the *Uroplatus ebenau* group. *Zootaxa* **3022**:39-57.

Rodda, GH. 2020. Lizards of the world: Natural history and taxon accounts. Johns Hopkins University Press, Baltimore.

Rojas B, Valkonen J, Nokelainen O. 2015. Aposematism. *Current biology* **25**:350-351.

Rosenberg HI, Russel AP, Kapoor M. 1984. Preliminary Characterization of the Defensive Secretion of *Diplodactylus* (Reptilia: Gekkonidae). *Copeia* **1984**(4):1025-1028.

Ruiz-Monachesi MR, Labra A. 2020. Complex distress calls sound frightening: the case of the weeping lizard. *Animal Behaviour* **165**:71-77.

Taylor RJ. 1984. Predation. Chapman and Hall, New York.

Tollrian R, Harvell D. 1999. The ecology and evolution of inducible defenses. Princeton University Press, Princeton.

Santos MB, Oliveira MCLM, Verrastro L, Tozetti AM. 2010. Playing dead to stay alive: death-feigning in *Liolaemus occipitalis* (Squamata: Liolaemidae). *Biota Neotropica* **10**(4):361-364.

Santoyo-Brito E, Núñez H, Cooper WE, Fox SF. 2020. Comparison of Escape Behavior Between Solitary and Grouped *Liolaemus leopardinus* Lizards from the Central Chilean Andes. *Herpetologica* **76**(3):285-289.

Sherbrooke WC. 2003. Introduction to horned lizards of North America. University of California Press, Berkeley.

Sherbrooke WC, Mitchell A, Sweet K, Searles L, Braastad D. 2012. Negative Oral Responses of a Non-Canid Mammalian Predator (Bobcat, *Lynx rufus*; Felidae) to Ocular-sinus Blood-squirting of Texas and Regal Horned Lizards, *Phrynosoma cornutum* and *Phrynosoma solare*. *Herpetological review* **43**(3):386-391.

Sherbrooke WC, Aguilar-Morales C, Van Devender TR. 2022. Defensive horn raising by horned lizards (*Phrynosoma*): a unique behavioral response in phrynosomatid lizards? *The Southwestern Naturalist* **67**(2):152-158.

- Sherbrooke WC, Middendorf GA. 2001. Blood-Squirting Variability in Horned Lizards (*Phrynosoma*). *Copeia* **2001**(4):1114-1122.
- Sherbrooke WC, Middendorf GA. 2004. Responses of Kit Foxes (*Vulpes macrotis*) to Antipredator Blood-Squirting and Blood of Texas Horned Lizards (*Phrynosoma cornutum*). *Copeia* **2004**(3):652-658.
- Shine R. 1990. Function and evolution of the frill of the frillneck lizard, *Chlamydosaurus kingii* (Sauria: Agamidae). *Biological Journal of the Linnean Society* **40**(1):11-20.
- Snyder RC. 1949. Bipedal Locomotion of the Lizard *Basiliscus basiliscus*. *Copeia* **1949**(2):129-137.
- Socha JJ, Jafari F, Munk Y, Byrnes G. 2015. How animals glide: from trajectory to morphology. *Canadian Journal of Zoology* **93**:901-924.
- Spiess P. 2024. Nature's Dead Leaves and Pez Dispensers: Genus *Uroplatus* (Flat-tailed geckos). Available from <https://www.kingsnake.com/rockymountain/RMHPages/RMHpr02.htm> (accessed February 2024).
- Stuart-Fox D, Whiting MJ, Moussalli A. 2006. Camouflage and colour change: antipredator responses to bird and snake predators across multiple populations in a dwarf chameleon. *Biological Journal of the Linnean Society* **88**(3):437-446.
- Stuart-Fox D, Moussalli A, Whiting MJ. 2008. Predator-specific camouflage in chameleons. *Biology Letters* **4**:326-329.
- Stuart-Fox D, Moussalli A. 2009. Camouflage, communication and thermoregulation: lessons from colour changing organisms. *Philosophical Transactions of the Royal Society: Biological Sciences* **364**(1516):463-470.
- Uetz P, Freed P, Aguilar P, Reyes F, Kudera J, Hošek J. 2023. Genus: *Bradypodion*. The reptile database. Available from https://reptile-database.reptarium.cz/advanced_search?genus=bradypodion&submit=Search (accessed February 2024).
- Uetz P, Freed P, Aguilar P, Reyes F, Kudera J, Hošek J. 2023. Species: *Ouroborus cataphractus*. The reptile database. Available from https://reptile-database.reptarium.cz/species?genus=Ouroborus&species=cataphractus&search_param=%28%28genus%3D%27ouroborus%27%29%29 (accessed January 2024).

Uetz P, Freed P, Aguilar P, Reyes F, Kudera J, Hošek J. 2023. Genus: *Phrynosoma*. The reptile database. Available from https://reptile-database.reptarium.cz/advanced_search?genus=phrynosoma&submit=Search (accessed February 2024).

Uetz P, Freed P, Aguilar P, Reyes F, Kudera J, Hošek J. 2023. Genus: *Uroplatus*. The reptile database. Available from https://reptile-database.reptarium.cz/advanced_search?genus=uroplatus&submit=Search (accessed December 2023).

Umbers KDL, Lehtonen J, Mappes J. 2015. Deimatic displays. *Current biology* **25**(2):58-59.

Umbers KDL, Mappes J. 2016. Towards a tractable working hypothesis for deimatic displays. *Animal Behaviour* **113**:5-7.

Vitt LJ, Caldwell JP. 2009. *Herpetology: An Introductory Biology of Amphibians and Reptiles*. Elsevier Inc., Amsterdam.

Weinstein SA, Smith TL, Kardong KV. 2010. Reptile Venom Glands: Form, Function, and Future. Pages 65-91 in Mackessy SP, editor. *Handbook of Venoms and Toxins of Reptiles*. CRC Press Inc, Londýn.

White TE, Umbers KDL. 2021. Meta-analytic evidence for quantitative honesty in aposematic signals. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **288** (e20210679) DOI: 10.1098/rspb.2021.0679

Whiting MJ, Noble DWA, Qi Y. 2022. A potential deimatic display revealed in a lizard. *Biological Journal of the Linnean Society* **136**(3):455-465.

Samostatné přílohy

Příloha č. 1: Kompletní seznam čeledí skupiny ještěři (Rodda 2020)

Infrařád: Iguania

Název čeledi	Počet druhů
Agamidae	483
Chamaeleonidae	203
Corytophanidae	9
Crotaphytidae	12
Dactyloidae	416
Hoplocercidae	19
Iguanidae	42
Leiocephalidae	31
Leiosauridae	33
Liolaemidae	306
Opluridae	8
Phrynosomatidae	154
Polychrotidae	7
Tropiduridae	136

Infrařád: Gekkota

Název čeledi	Počet druhů
Carphodactylidae	30
Diplodactylidae	149
Eublepharidae	36
Gekkonidae	1120
Phyllodactylidae	135
Pygopodidae	46
Sphaerodactylidae	214

Infrařád: Scincomorpha

Název čeledi	Počet druhů
Alopoglossidae	22
Cordylidae	68
Gerrhosauridae	37
Gymnophthalmidae	237
Lacertidae	323
Scincidae	1613
Teiidae	156
Xantusiidae	34

Infrařád: Diploglossa

Název čeledi	Počet druhů
Anguidae	78
Anniellidae	6
Diploglossidae	51
Xenosauridae	11

Infrařád: Dibamia

Název čeledi	Počet druhů
Dibamidae	23

Infrařád: Platynota

Název čeledi	Počet druhů
Helodermatidae	2
Lanthanotidae	1
Shinisauridae	1
Varanidae	79