

Česká zemědělská univerzita v Praze

Fakulta agrobiologie, potravinových a přírodních zdrojů

Katedra zoologie a rybářství



**Etologie agamy stepní (*Trapelus sanguinolentus*)
v podmínkách Zoo**

Diplomová práce

Autor práce: Bc. Karel Novák

Obor studia: Zájmové chovy zvířat

Vedoucí práce: Mgr. Oldřich Kopecký, Ph.D.

© 2017 ČZU v Praze

Čestné prohlášení

Prohlašuji, že svou diplomovou práci "Etologie agamy stepní v podmínkách Zoo" jsem vypracoval samostatně pod vedením vedoucího diplomové práce a s použitím odborné literatury a dalších informačních zdrojů, které jsou citovány v práci a uvedeny v seznamu literatury na konci práce. Jako autor uvedené diplomové práce dále prohlašuji, že jsem v souvislosti s jejím vytvořením neporušil autorská práva třetích osob.

V Praze dne _____

Poděkování

Rád bych touto cestou poděkoval vedoucímu mé práce Mgr. Oldřichu Kopeckému, Ph.D., za ochotnou radu a pomoc při hodnocení získaných dat a za důsledné vedení k jednoduché, přehledné a věcné prezentaci výsledků. Velmi rád bych poděkoval svému odbornému konzultantovi, kurátorovi chovu plazů v Zoo Praha, panu Petru Velenskému, za veškerý čas, který mi věnoval, za nezbytné informace a důležité podněty týkající se chovu agamy stepní i herpetologie obecně. Mé poděkování patří též Katedře Speciální Zootechniky FAPPZ, jmenovitě Ing. Martině Janošíkové a Ing. Jaroslavu Čítkovi, Ph.D., za laskavé zapůjčení termovizní kamery pro účely mé studie. Za stálou materiální a především lidskou podporu během studia děkuji svým milovaným rodičům Nině a Milanovi.

Souhrn

Etologie agamy stepní (*Trapelus sanguinolentus*) v podmínkách Zoo

Diplomová práce „Etologie agamy stepní (*Trapelus sanguinolentus*) v podmínkách Zoo“ byla zaměřena na etologické pozorování tělesně menšího, semiarboreálního, oviparního ještěra z čeledi agamovitých v expozici „Plazi středoasijských pouští“ v Zoo Praha. Studijní období probíhalo od 10.2. do 1.12.2016. Na počátku studijního období bylo v expoziční části 22 jedinců agamy stepní, z toho 4 samci, přičemž během studie docházelo k přirozeným úhynům a do expozice nebyly přidávány noví jedinci. Dvě metody pozorování (ad libitum sampling, focal-animal sampling) které tvořily základ studie, byly doplněny pravidelným měřením základních metrických charakteristik studovaných agam (délka, hmotnost), subjektivním posouzením fyzické kondice a snímkováním termovizní kamerou vzhledem k preferencím agam pro vyhřívání a kladení vajec. Cílem studie byl výzkum chování agamy stepní v podmínkách terarijního chovu. Centrální hypotéza pro tuto studii byla stanovena takto: **Jedinci agamy stepní budou v řízených podmínkách terarijního chovu vytvářet sociální strukturu prostřednictvím signálního a agonistického chování.** Tato hypotéza byla specifikována 10 podhypotézami, které byly statisticky analyzovány. Z 10 stanovených hypotéz bylo testováno 8, zbývající 2 testovány nebyly z důvodu nedostatku dat. Vedle statistické analýzy signálního a agonistického chování byly kvantifikovány prvky chování termoregulačního, signálního, agonistického, epigamního a reprodukčního a to vůči celkovým počtům pozorovaného chování či celkovému času pozorování. Velikostní pohlavní dimorfismus byl vychýlen ve prospěch samců ve všech metrických charakteristikách s výjimkou maximální hmotnosti. Grafické znázornění růstu jedinců v čase mělo netypický průběh u samců, způsobený především malým vzorkem a značným rozdílem v tělesné velikosti mezi samci. U samic odpovídal růst tělesné délky tzv. von Bertalanffyho křivce. Vyhřívání jedinců bylo intenzivnější v jarních měsících oproti letním, kdy se jedinci vyhýbali nejteplejším místům v expozici. Signální chování bylo nejčastěji pozorovaným prvkem sociálního chování a jeho nejběžnější formou bylo opakované zvedání těla na předních končetinách nad podklad (ang. push-ups), které bylo častěji zaznamenáno u samců. Větší variabilita signálního chování (projevů hrozby, submisivity i receptivity) byla zjištěna u samic. Signální a agonistické chování bylo do určité míry propojeno – z 8 testovaných korelačních vztahů četnosti signalizace, četnosti agonistických interakcí, agresivity signalizujících jedinců, agresivity vůči signalizujícím jedincům a relativní úspěšnosti jedinců v agonistických interakcích byly 4 neprůkazné, včetně neprokázané korelace četnosti signálního chování a četnosti agonistických interakcí (u samců zde byl příčinou statistické nevýznamnosti pouze nízký počet jedinců v souboru). Další 2 korelační analýzy vyšly průkazně pouze u samic, s vysokou hodnotou r a jasným grafickým trendem u samců. Se signalizací a agonistickým chováním souvisela barvoměna ventrální části těla, která nebyla zcela pohlavně specifická - u obou pohlaví byl zaznamenán totožný pigment. Samci neúspěšní v agonistických interakcích v některých případech ztratili ventrální zbarvení. Barvoměna dorzální části těla samic byla propojena jak s termoregulací, tak s epigamním chováním. Z hlediska sociální struktury lze konstatovat tvorbu především intrasexuální sociální hierarchie a despotického systému s jasnou převahou několika kompetičně nejzdatnějších jedinců, kteří získávali pomocí signálních projevů a agrese přednostní přístup k vyhřívání, partnerům a v případě samic k vhodným místům pro kladení vajec. Vzhledem k rozdílnému věku jedinců se pozice na vrcholu sociální struktury měnila, když starší jedinci tuto pozici během studijního období ztráceli.

Klíčová slova: agamovití, sociální chování, signalizace, agrese, terarijní chov.

Summary

The ethology of steppe agama (*Trapelus sanguinolentus*) in conditions of captive breeding in Zoo

This master's thesis "The ethology of steppe agama (*Trapelus sanguinolentus*) in conditions of captive breeding in the Zoo" focused on ethological observation of a relatively small semi-arboreal oviparous lizard from the family Agamidae in conditions of captive breeding in the exposition "Plazi Středoasijských pouští" ("The Reptiles of the Central Asian Deserts") in the Prague Zoo. The study was carried out between February 10th and December 1st 2016. At the beginning of this study there were 22 specimens of the steppe agama in the exposition (18 females and 4 males). During the study period, there were no new specimens added into the terrarium and several natural deaths were recorded. Two methods of behavioural sampling were used: ad libitum sampling and focal-animal sampling. These methods of observation were supplemented with regular measuring of the basic metric characteristics of the studied agamas (snout-vent length and weight), a subjective assessment of their physical condition and a thermographic camera scanning in relation to their thermal preferences and nesting. A goal of this study was in research of behaviour of this species in conditions of breeding in terrarium. The central hypothesis of this study was defined thus: **Steppe agama specimens in controlled conditions of captive breeding will create a social structure by means of signalling and agonistic behaviour.** This hypothesis was specified by 10 sub-hypotheses that were statistically analysed. Out of the 10 hypotheses, 8 hypotheses were analysed while 2 hypotheses were not because of data deficiency. Along with statistical analysis of signalling and agonistic behaviour there were certain thermoregulative, signalling, agonistic, epigamic and reproductive behavioural patterns quantified in relation to the total recorded sum of these behavioural patterns or in relation to the total time of behavioural sampling. Sexual size dimorphism was male-biased in all metric characteristics with the exception of maximal weight. Graphic analysis of specimens' growth in time showed an untypical progress in males caused by a small statistical file and a great size variation in the studied males. In females the growth in length corresponded with the von Bertalanffy curve. Heating behaviour was more intensive during spring months compared to summer when agamas avoided the most heated places. Signalling behaviour was the most common pattern of social behaviour while its most usual form was the push-up movement, which was observed more frequently in males. Greater variability of signalling behaviour (in relation to threat, submission and receptivity) was recorded in females. The incidence of signalling and agonistic behaviour were positively correlated to some degree: out of 8 correlated relationships (signalling frequency, frequency of agonistic interactions, aggressive displays of signalling specimens, aggression against signalling specimens and a relative success rate of an individual in agonistic interactions) 4 were statistically insignificant including an inconclusive correlation between signalling and agonistic behaviour frequency (in this case the only cause of insignificance in males being a small statistical file). The other 2 correlations were found to be statistically significant only in females but with high r-value and unequivocal graphic trend in males. A colour change of ventral body part was related to signalling behaviour and this was not entirely sex-specific (the pigment was identical in both sexes). A colour change of dorsal body part in females was related to both thermoregulation and signalling behaviour. A social structure was characterised by a mainly intrasexual social hierarchy and a despotic system with dominance of several most competitive individuals that got preferential access to heating, sexual partners and, in case of females, to the best sites for digging nests. Older individuals were observed losing their social status during the study period.

Keywords: Agamidae, social behaviour, signalling behaviour, aggression, captive breeding.

Obsah

1	ÚVOD	7
2	VĚDECKÁ HYPOTÉZA A CÍLE PRÁCE	8
3	PŘEHLED LITERATURY – ETOLOGIE JEŠTĚŘŮ, ETOLOGIE AGAMOVITÝCH	10
3.1	ÚVOD DO ETOLOGIE JEŠTĚŘŮ (LACERTILIA).....	10
3.2	ETOLOGIE AGAMOVITÝCH (AGAMIDAE).....	15
4	MATERIÁLY A METODIKA PRÁCE	20
4.1	CHARAKTERISTIKA STUDOVANÉHO DRUHU: AGAMA STEPŇÍ (<i>TRAPELUS SANGUINOLENTUS</i>) (PALLAS, 1814)	20
4.2	CHARAKTERISTIKA EXPOZICE „PLAZI STŘEDOASIJSKÝCH POUŠTÍ“	21
4.3	CHARAKTERISTIKA MÍSTNÍ CHOVNÉ SKUPINY AGAMY STEPŇÍ	23
4.4	POZOROVÁNÍ A ODCHYT JEDINCŮ, VYHODNOCENÍ VÝSLEDKŮ	26
5	VÝSLEDKY	33
5.1	VÝSLEDKY DESKRIPTIVNÍ STATISTICKÉ ANALÝZY	33
5.2	VYHŘÍVÁNÍ.....	39
5.3	SIGNÁLNÍ A AGONISTICKÉ CHOVÁNÍ	41
5.4	EPIGAMNÍ A REPRODUKČNÍ CHOVÁNÍ	49
5.5	VÝSLEDKY MĚŘENÍ TERMOVIZNÍ KAMEROU	51
6	DISKUSE	53
7	ZÁVĚR A VÝHLED DO BUDOUCNA	62
8	SEZNAM POUŽITÉ LITERATURY	63
9	SEZNAM PŘÍLOH	74

1 Úvod

Diplomová práce je zaměřena na výzkum chování agamy stepní (*Trapelus sanguinolentus*). Vedoucím práce byl Mgr. Oldřich Kopecký, Ph.D. z katedry zoologie a rybářství FAPPZ ČZU v Praze, odborným konzultantem Petr Velenský, kurátor chovu plazů v Zoo Praha. Hlavní náplní práce bylo etologické pozorování chovné skupiny agamy stepní v rámci expozice s unikátní koncepcí i druhovým složením – expozice „Plazi Středoasijských pouští“ (též expozice „Kattakum“) v Pavilonu šelem a plazů. Pozorování probíhalo od února do prosince 2016. Data o chování agam stepních získaná během pozorování byla doplněna o výsledky metrické analýzy pozorovaných jedinců a o výsledky snímkování termovizní kamerou. Získaná data byla kvantitativně vyhodnocena a diskutována vzhledem k etologii studovaného druhu, který byl dosud málo studován, a vzhledem k etologii čeledi Agamovitých (Agamidae) obecně.

2 Vědecká hypotéza a cíle práce

Cílem této diplomové práce bylo prostudovat, popsat a kvantifikovat chování agamy stepní (*Trapelus sanguinolentus*) v podmínkách terarijního chovu, porovnat získané výsledky s literaturou a navrhnout směrování pro případný budoucí výzkum. Pozornost byla věnována projevům termoregulačního, sociálního a reprodukčního chování agam – vyhřívání, signálnímu a agonistickému chování ovlivňujícímu sociální strukturu chovné skupiny, dále epigamnímu chování, kopulačnímu chování a kladení vajec. Dále byly analyzovány základní metrické charakteristiky pozorovaných jedinců (délka těla, hmotnost) vzhledem k jejich růstu během studijního období a byly pořizovány snímky termovizní kamerou ve vztahu k mikrohabitatovým preferencím agam pro vyhřívání a kladení.

Ve vztahu k nejčastějším, nejnápadnějším a pro sociální strukturu klíčovým behaviorálním projevům - signálnímu a agonistickému chování - byla pro tuto studii stanovena následující vědecká hypotéza:

Jedinci agamy stepní budou v řízených podmínkách terarijního chovu vytvářet sociální strukturu prostřednictvím signálního a agonistického chování.

Tato centrální, zastřešující hypotéza, byla specifikována osmi dílčími podhypotézami, které byly následně testovány statistickou analýzou dat získaných při pozorování:

- i) **U samců bude signální chování pozorováno častěji než u samic.**
- ii) **Vyšší hodnota Clutton-Brock indexu bude u jedinců obou pohlaví pozitivně korelovat s častějším výskytem signálního chování.**
- iii) **Jedinci, kteří se častěji zúčastní agonistických interakcí, budou zároveň vykazovat vyšší hodnotu Clutton-Brock indexu.**
- iv) **Jedinci, kteří častěji projevují signální chování, se zároveň budou častěji účastnit agonistických interakcí.**
- v) **Jedinci, kteří častěji projevují signální chování, budou častěji napadáni ze strany ostatních jedinců.**
- vi) **Jedinci s vyšší hodnotou Clutton-Brock indexu budou zároveň častěji napadáni po tom, co projeví signální chování.**
- vii) **U jedinců s vyšší hodnotou Clutton-Brock indexu bude zároveň častější výskyt signálního chování bezprostředně následovaného chováním agresivním.**
- viii) **U jedinců s častějším výskytem signálního chování bude častější výskyt agresivního chování bezprostředně po chování signálním.**

Vzhledem k tomu, že z hlediska mikrohabitatových nároků a funkční morfologie jsou sympatricky žijící agamovití Střední Asie málo prostudovanou skupinou (Clemann et al., 2008) a dostupné informace o habitatových preferencích (např. Ibrahim, 2001, Bhatnagar et al., 2012), sexuálním dimorfismu (např. Fathinia et Rastegar-Pouyani, 2011, Rastegar-Pouyani et al., 2013, Eskandarzadeh et al., 2015) a dalších znacích ovlivňujících chování se v rámci rodu *Trapelus* až na výjimky (Veselý et Modrý, 2002, Clemann et al., 2008) nevztahují konkrétně k druhu *Trapelus sanguinolentus*, bylo důležité v následné diskusi výsledků porovnávat získaná data s výsledky výzkumu u ostatních zástupců tohoto rodu a u jiných, intenzivněji studovaných rodů čeledi Agamovití.

Pro chování této skupiny ještěřů jsou typickými znaky např. teritorialita (Bruton, 1977, Shine, 1990), velikostní sexuální dimorfismus vychýlený ve prospěch samců (Peters et Ord, 2003, Radder et al., 2006), sexuální dichromatismus (Stuart-Fox et Owens, 2003, Stuart-Fox et Ord, 2004), či velmi stereotypní motorické behaviorální projevy v reakci na určité sociální podněty (např. Macedonia et Clark, 2001). Výše uvedená hypotéza pracuje s relevantním, byť ne vždy platným předpokladem společných ekologických znaků v rámci skupin fylogeneticky příbuzných druhů (např. Losos, 2008). Při hodnocení a interpretaci dat získaných v této studii bylo přihlédnuto k řízeným podmínkám chovu, početně poměrně malému vzorku studovaných jedinců a jednorázovému ročnímu charakteru studie, tedy faktorům ovlivňujícím vypovídající hodnotu výsledků pro navazující studium volně žijících populací.

3 Přehled literatury – etologie ještěřů, etologie agamovitých

3.1 Úvod do etologie ještěřů (Lacertilia)

Ještěři (Lacertilia) jsou tetrapodní, amniotní, poikilotermní obratlovci. Jedná se o podřád v rámci řádu šupinatých (Squamata). Ještěři vykazují kosmopolitní rozšíření s výjimkou Antarktidy (Vitt et al., 2003) a počet jejich druhů aktuálně čítá 6263 (<http://www.reptile-database.org/db-info/SpeciesStat.html>). Charakteristickými morfologickými a fyziologickými znaky této skupiny jsou především: čtyřnohý typ tělesné stavby s ocasem a obvykle pětiprstými končetinami - pokud jsou končetiny redukovány, zůstávají zachovány zbytky pásem a sterna (Sigmund et al., 1994). Lebka je diapsidní, monokondylní a kinetická, neúplně streptostylní s redukováným horním jařmovým obloukem (Sigmund et al., 1994). Dentice je akrodontní nebo pleurodontní, přítomen je vomeronasální (též Jacobsonův) orgán ústící do ústní dutiny (Papáček et al., 1994). Ušní otvor je vyvinutý (Laštůvka et al., 1996). Kopulační orgán u samců je párový (Rosypal et al., 2003), svlékání staré pokožky probíhá po částech (Dungel et Řehák, 2011). Obvyklá je schopnost barevného vidění (Papáček et al., 1994) a většinou pohyblivá oční víčka (Dungel et Řehák, 2011). K charakteristickým ekologickým znakům patří převládající suchozemský, příp. obojživelný způsob života, oviparie (s výjimkou menšiny viviparních druhů) a absence parentální péče (O'Connor et Shine, 2003).

Ještěři, podobně jako ostatní šupinatí, vytvářejí rozmanité formy v rámci většiny biomů. Základním omezením jsou pro ně vysoké zeměpisné šířky a vysoké nadmořské výšky, kde teploty představují limitní faktor rozšíření ektotermních obratlovců (Vitt et al., 2003). Vliv na rozšíření ještěřů má vedle makroklimatických podmínek také charakter habitatu. Ještěří komunity v aridních oblastech jsou obvykle druhově bohatší než komunity vyskytující se ve vlhčích oblastech (Pianka, 1973). Podobně jako u jiných živočišných skupin, i u ještěřů byl vysloven předpoklad, že druhy s velkým areálem rozšíření budou méně geneticky adaptovány na lokální podmínky prostředí a budou se lépe přizpůsobovat klimatickým změnám (Adolph et Porter, 1996). Ještěři též vykazují variabilitu v prostorovém využívání svých habitatů. V rámci druhu se mohou vyskytovat odlišné habitatové preference u samců a samic (Bhatnagar et al., 2012).

Z hlediska cirkadiánní aktivity lze ještěry rozdělit na denní (dále diurnální) a noční (dále nokturnální). I v rámci druhu se mohou vyskytovat rozdíly v aktivitě v závislosti na denní době a na sezóně. U diurnálních ještěřů, kteří začínají svou aktivitu v brzkých ranních hodinách, byla často zjištěna nižší hranice tělesné teploty umožňující plnou aktivitu (Pianka, 1973). Jako ektotermní, poikilotermní obratlovce lze ještěry dále dělit dle způsobu vyhřívání na heliotermní

a thigmotermní. Heliotermní formy získávají tepelnou energii z krátkovlnného slunečního záření, thigmotermní vedením při kontaktu s vyhřátým materiálem (Garrick, 2008). Pro heliotermní druhy je při vyhřívání typické nastavování jednotlivých tělesných partií pod určitým úhlem vůči slunečnímu svitu (Pianka, 1973). Diurnální ještěři žijící v teplých oblastech jsou většinou heliotermní (Garrick, 2008) a v letních měsících mohou přecházet na dvoufázovou aktivitu s tím, že polední žár přecházejí v klidu na chladnějších místech (Hawlena et Pérez-Mellado, 2009). U heliotermních ještěřů může tělesná teplota cirkadiánně kolísat v rozmezí 25°C i více (Bennett, 1980). Přímé intraspecifické i interspecifické agonistické interakce se zdají být důležitým faktorem, který ovlivňuje prostorové rozmístění a využívání habitatu u ještěřů. Ještěři běžně vyhánějí jedince vlastního druhu i jiných druhů z vyhřátých (a tedy pro ještěry atraktivních) míst, přičemž kompetičně silnější zde bývají tělesně větší jedinci (Langkilde et Shine, 2004).

Z hlediska potravní ekologie mezi ještěry převládají generalističtí insektivorní predátoři a omnivoři, přičemž poměrně málo druhů vykazuje potravní specializaci. Ta se uplatňuje pouze u takových zdrojů potravy, které jsou alespoň dočasně velmi hojné – příkladem mohou být mravenci, termiti či plazi nebo ptačí vejce (Pianka, 1973). Herbivorie je u ještěřů vzácná (Espinoza et al., 2004). Kořist je většinou polykána vcelku (Dungel et Řehák, 2011), avšak na rozdíl od hadů jsou ještěři schopni potravu zpracovat kousáním (McBrayer et Reilly, 2002). U ještěřů s predačním způsobem života lze do určité míry rozlišovat druhy aktivně vyhledávající potravu (ang. widely foraging predators) a druhy sedentární, lovící ze zálohy (ang. sit-and-wait predators) (Huey et Pianka, 1981).

Ještěři (a ostatní šupinatí) patří k organismům s tzv. neukončeným růstem a do maximální tělesné velikosti dorůstají až po dosažení pohlavní dospělosti (Shine et Charnov, 1992). Ještěři vykazují značnou variabilitu ve své životní historii, variabilní je například velikost snůšek a početnost potomstva, reprodukční cyklus či věk v době sexuální dospělosti (James et Shine, 1988). Opět se zde projevuje velký vliv klimatu a sezóny. Například u většiny oviparních ještěřů obývajících temperátní oblasti je reprodukční období situováno do první poloviny aktivního období sezóny (Adolph et Porter, 1996) – tedy do jarního/letního období. Adolph et Porter (1996) dále uvádějí, že ještěři druhy obývající prostředí s krátkou vegetační sezónou bývají spíše dlouhověcí, s nižší investicí do reprodukce. Významným znakem ještěřů jako skupiny je přítomnost dvou odlišných mechanismů prenatálního určení pohlaví:

- i) některé druhy vykazují genetické určení pohlaví,

- ii) jiné druhy vykazují environmentální, přesněji teplotní určení pohlaví (ang. TSD – temperature sex determination) (Janzen et Krenz, 2004). Teplotní determinace pohlaví existuje několik typů (Valenzuela, 2004). Popisován je například typ Ib (FM – female/male), kdy se při nižších teplotách líhnou samice a při vyšších samci, nebo typ II (FMF – female/male/female), kdy samice se líhnou při krajních teplotách inkubace a samci při průměrných (Viets et al., 1994).

Z hlediska smyslového vnímání má u ještěřů vedle vysoce vyvinutého zraku dle Schwenka (1995) velký význam chemorecepce. Kmitání jazykem, typické chování ještěřů, je spojené s funkcí vomeronasálního orgánu – při zatažení jazyka jsou do ústní dutiny ještěra přenášeny vzorky pachů (Veselovský, 2008). Recepce chemických signálů pomocí vomeronasálního orgánu má u karnivorních druhů význam při vyhledávání kořisti a ovlivňuje sociální chování ještěřů, u samců například vyhledávání receptivních samic (Mason et Parker, 2010). Vokalizace v komunikaci a signálním chování většiny ještěřů nehraje důležitou roli, významnější a podrobněji prostudovaná je pouze u gekonů (Frankenberg et Werner, 1992, Ika et Mori, 2010).

Etologicky zaměřených studií věnujících se sociálnímu a sexuálnímu chování ještěřů až do současnosti není mnoho (Patankar et al., 2013), přestože zejména diurnální ještěři jsou vhodnými modelovými organismy např. pro výzkum signálního chování (Radder et al., 2006). Dříve byly ještěři považováni za živočichy nevytvářející komplexní sociální struktury, nicméně pozdější studie naznačují u ještěřů možnost existence societ, přičemž socialita se pravděpodobně vyvinula u různých čeledí nezávisle (O'Connor et Shine, 2003).

Nejrozšířenějším pářícím systémem je u ještěřů polygynie. U mnoha ještěřů jsou v době námluv aktivnějším pohlavím samci vzhledem k tomu, že obhajují teritorium (Bull, 2000). Samčí teritorium je pro samice atraktivní z hlediska zdrojů (potravy, úkrytu) a jeho vlastník získává výměnou za sdílení teritoria vysokou pravděpodobnost otcovství u mláďat (Olsson et Madsen, 1998). Při obraně teritoria, jak uvádějí Husak et Fox (2003), jsou samci schopni individuálně rozpoznávat své dlouhodobé sousedy a reagovat na ně v souladu s fenoménem „drahého nepřítele“ méně agresivně než na cizí, neznámé samce. Ještěři jsou též schopni dle různých informací, jako je velikost potenciálního rivala, a dokonce míry agrese v předchozích střetech, odhadnout, zda je v dané situaci výhodné s rivalem bojovat. Signály na této úrovni tedy zřejmě slouží primárně k tlumení agresivního chování, které s sebou často nese výdaje např. ve formě zranění (López et Martín, 2000).

Podobně jako u jiných skupin živočichů, také u ještěřů může vnitropohlavní kompetice mezi samci, pokud je přítomna, vést k pohlavnímu dimorfismu, zejména velikostnímu (Ord et al., 2001). Tělesná velikost je jedním z primárních faktorů ovlivňujících reprodukční úspěch samce (Olsson et Madsen, 1998). Samci jsou tělesně větší než samice u většiny druhů ještěřů, ovšem ve všech čeledích jsou popsány i druhy s tělesně většími samicemi (Cox et al., 2003). U polygynních ještěřů mají samci obvykle větší hlavu než samice a tento dimorfismus ve velikosti hlavy je často spojen s existencí fyzické konfrontace mezi samci, která zvýhodňuje samce s mohutnějšími čelistmi (Kratochvíl et Frynta, 2002). Nezanedbatelným znakem sexuálního dimorfismu je podle Kratochvíla et Frynty (2002) u samců některých skupin výskyt žláz na ventrální straně těla, které produkují voskovité exkřety. Ty mohou mít mimo jiné význam jako informační signál pro jiné samce při obraně teritoria. U samců některých skupin ještěřů, jako jsou leguánovití (Iguanidae) nebo agamovití (Agamidae) je znám výskyt ornamentálních tělních struktur, jako jsou rohovité výrůstky, límce, hrdelní laloky a hřebeny (Pal et al., 2011). U samců řady druhů vykazujících pohlavní dichromatismus pak byly popsány pestře pigmentované pruhy či skvrny (např. Olsson, 1994, Martín et Forsman, 1999), někdy popisované jako „odznak“ (ang. badge) sociálního statusu jedince (Olsson et Madsen, 1998). Také samice některých druhů rovněž vykazují pohlavně specifické zbarvení a ornamentace, které přitom chybí, nebo jsou jen málo exprimované u samců. Samičí zbarvení může mnoho vypovídat o jejich kondici a fenotypové „kvalitě“ a významně korelovat např. s mírou parazitace nebo s velikostí vajec, které je samice schopna produkovat (Weiss, 2006). Ještěři patří k živočichům fyziologicky schopným své zbarvení měnit v krátkých intervalech (Langkilde et Boronow, 2012). Zbarvení jedinců je navíc ovlivněno nejen jejich sociálním statutem a hormonálním vyladěním, ale také intenzitou slunečního svitu (Thompson et Thompson, 2001) a má svou roli v termoregulaci (Langkilde et Boronow, 2012), což může komplikovat identifikaci faktorů s rozhodujícím vlivem na změnu zbarvení. Samice často vykazují méně výrazné zbarvení, které je méně přizpůsobené k signalizaci a více přizpůsobené ke krypsí, tedy jako zbarvení krycí (Stuart-Fox et al., 2004). Tělesná velikost a sekundární pohlavní znaky, k nimž patří tělní výrůstky a pohlavně specifické, často sezónní zbarvení, společně určují postavení jedince v societě a jeho šance na úspěšnou reprodukci. Zdá se však, že nejsou rovnocenné. Pokud přítomnost a intenzita zbarvení jedince neodpovídá jeho tělesné velikosti, pak spolehlivějším signálem o jeho statusu a kondici by pro jiného jedince měla být tělesná velikost (Martín et Forsman, 1999).

Zejména u neteritoriálních druhů mohou být samice motivovány k četným kopulacím s různými samci, aby tak vytvořily prostředí pro kompetici spermií a zvýšily pravděpodobnost, že se spáří se samcem nabízejícím „dobré geny“ pro potomstvo (Olsson et Madsen, 1995). U polygynních druhů ještěřů s přímou interferenční kompeticí samců samice zřejmě tuto kompetici podněcují. Ta jim umožňuje prověřit kondici potenciálních partnerů a tím nepřímo jejich genetickou výbavu, která představuje rozhodující faktor v reprodukci vzhledem k tomu, že rodičovská péče zde neexistuje (Cox et Le Boeuf, 1977).

Značný význam má v sociálním chování řady ještěřů signální chování. Možných funkcí signálního chování může být několik, patří k nim například vzájemné rozpoznávání jedinců mezi druhy, upoutání pozornosti potenciálních partnerů, pohlavní výběr, a obrana teritoria (Leal et Fleishmann, 2002, Radder et al., 2006). Signální chování lze rozdělit například dle motivace a behaviorálního nastavení jedince na: i) defenzivní, ii) agresivní, iii) submisivní a iv) kopulační (Thompson et Thompson, 2001). Signální chování často zahrnuje stereotypní pohybové mechanismy, ke kterým patří např. kývání hlavy, laterální zplošťování těla, zvedání končetin nebo zvedání těla nad podklad (ang. push-ups) (Olsson, 1994, Radder et al., 2006) či pronásledování jiného jedince a krátké uchopování různých částí jeho těla čelistmi (Smith et John-Alder, 1999). Zvedání nad podklad, někdy doprovázené kýváním hlavy, je u řady druhů ještěřů nejčastějším signálním projevem a to u obou pohlaví (Radder et al., 2006). Veselovský (2008) uvádí kývání hlavy a nadouvání hrdla jako typický signální projev u většiny druhů ještěřů, spojený s dominantní hierarchií. U některých pohybových schémata byly pozorovány různé varianty, např. rychlé vs. pomalé kývání hlavy (Thompson et Thompson, 2001). Význam některých mechanismů chování může být dvojitý – např. u samic některých druhů je projev submisivity (hřbet vyklenutý nahoru, hlava skloněná dolů a kloaka dotýkající se podkladu) zároveň signálem pro samce o sexuální receptivitě samice (Patankar et al., 2013). Intenzita signálního chování (nejen) u samců navíc může významně pozitivně korelovat s jejich fyziologickým stavem a fenotypovou „kvalitou“ a být jejich určitým měřítkem, zejména u polygynních druhů (Sinervo et al., 2000).

Specifické chování ještěřů je spojeno také s kladením vajec. U naprosté většiny druhů samice maternální péči nevykazují, mohou však ovlivnit inkubační podmínky svého potomstva výběrem vhodného místa ke kladení vajec (ang. nest-site choice) (Warner et Shine, 2008). Pokud samice zajistí pro své vejce vhodné teplotní podmínky, může tím urychlit jejich vývoj (Angilletta et al., 2009). Inkubace vajec je vedle teploty ovlivněna též vlhkostí, typem substrátu, případně pokryvu hnízda a vzhledem k tomu, že tyto podmínky se během sezóny mohou měnit,

samice druhů s dlouhotrvajícím reprodukčním obdobím (ang. prolonged breeders) jsou nuceny jim výběr místa pro kladení přizpůsobit (Warner et Shine, 2008).

Jedním z dnes rozlišovaných podřádů v rámci ještěřů je podřád Iguania, kde největší druhovou diverzitu vykazují čeledi leguánovitých (Iguanidae) a agamovitých (Agamidae). K široce rozšířeným a ekologicky významným druhům patří zejména v pouštních ekosystémech (Melville et al., 2006). Čeleď agamovitých je dominantní skupinou ještěřů například v pouštích Střední Asie (Melville et al., 2009).

3.2 Etologie agamovitých (Agamidae)

Agamovití jsou čeledí ještěřů rozšířenou ve Starém světě, chybí však na Madagaskaru (Bennett, 1999). Představují morfologicky i ekologicky velmi variabilní čeleď s více než 350 druhy (Stuart-Fox et Owens, 2003). Nicméně u této čeledi existují společné znaky v morfologii a fyziologii, jako například neschopnost autotomie ocasu a schopnost barvoměny (Sigmund et al., 1994). V behaviorální a reprodukční ekologii jsou pak společnými znaky zejména denní aktivita, kterou vykazuje většina druhů (Bennett, 1999), oviparie existující téměř u všech druhů a časově jasně vymezené období rozmnožování během sezony, které vykazují i někteří tropičtí zástupci (James et Shine, 1985).

Z hlediska potravní ekologie mezi agamovitými převládají insektivorní predátoři (Fitzsimons, 1943), přičemž jen málo druhů vykazuje potravní specializaci – např. australský moloch ostnitý (*Moloch horridus*), specializovaný na lov mravenců (Pianka, 1973).

Sezonalita reprodukce se projevuje více u druhů obývajících temperátní oblasti, než u druhů tropických (James et Shine, 1988). U druhů, u kterých se neprojevuje sezónní variabilita v aktivitě varlat samců, předpokládáme reprodukční aktivitu po celou sezónu (Ejere et Adegoke, 2005). U agamy marocké (*Agama impalearis*) Znari et al. (2002) uvádějí jednu pět měsíců dlouhou rozmnožovací periodu během jarních a letních měsíců, která se meziročně téměř nemění. U samic agamky *Phrynocephalus przewalski* je období ovulace situováno do jarního období, přičemž na přelomu jara a léta je následováno obdobím kladením. Vliv fotoperiody je v tomto případě ve srovnání s vlivem sezónních změn teploty minimální (Zhao et al., 2011). Druhy žijící v subtropické až temperátní oblasti kladou běžně několik snůšek za sezónu, v případě druhu *Agama atra* z jižní Afriky byly zjištěny nejméně dvě snůšky na samici (Van Wyk, 1984).

Agamovití jsou podobně jako mnozí jiní ještěři sociální živočichové – sdružují se do skupin, získávají a brání teritoria, udržují sociální hierarchie a vzájemně se informují o svém sociálním statusu pomocí signálního a agresivního chování (Bruton, 1977). Agamovití komunikují primárně pomocí vizuálních signálů (Ord et al., 2001), které se skládají z komplexních pohybových schémat, často v předvídatelném časovém sledu, spojených se změnami polohy těla a zbarvení. Podrobné informace o vizuálních signálech a s nimi spojenými mechanismy pohybu u řady druhů agamovitých chybějí (Patankar et al., 2013). Např. u agamovitých z Australského kontinentu uvádějí Peters et Ord (2003) výrazně nižší počet studií věnujících se vizuální signalizaci než u severoamerických a jihoamerických leguánovitých. Některé parametry signálního chování agamovitých dodnes nejsou objasněné. Mohou se vyskytovat pouze u jednoho pohlaví (Thompson et Thompson, 2001). Mohou mít také odlišnou podobu v závislosti na pohlaví (Radder et al., 2006, Bandara, 2012) a v některých případech vykazovat zcela konstantní pořadí a dobu trvání bez ohledu na behaviorální odpověď respondenta (Peters et Ord, 2003).

Pohybová schémata při signalizaci jsou popisována jako velmi stereotypní v rámci druhu (Peters et Ord, 2003), což naznačuje jejich význam v mezidruhovém rozpoznávání jedinců. Nicméně ne vždy se signální chování daného druhu a pohlaví odehrává v konstantním pořadí a čase, jak je uvedeno výše – v určitých situacích si jedinec pravděpodobně „vybírá“ nejvhodnější signální mechanismus, např. v závislosti na vzdálenosti nebo reakci potenciálního soupeře (Ord et Evans, 2003). Signální chování může navíc vykazovat cirkadiánní variabilitu (Bandara, 2012).

Teritoria u agamovitých podle Brutona (1977) obvykle zahrnují tři pro samce významné parametry: vyvýšené místo vhodné pro vizuální signalizaci (ang. display post), místo k odpočinku a vhodně rozmístěné úkryty před predátory. Agresivita vlastníka teritoria je obvykle nejvyšší na místě signalizace a nejnižší na hranicích teritoria. Obrana teritoria je často fyzicky náročnou aktivitou. Thompson et Thompson (2001) uvádějí u australské agamy *Lophognathus gilberti* větší pohybovou aktivitu u samců oproti samicím, zřejmě v důsledku obrany teritoria, ovšem významná zde může být i snaha samců o vyhledávání samic. V rámci obrany teritoria vizuálními signály se může vyskytovat synchronizované signální chování – popsáno je např. u druhu *Lyricephalus scutatus* ze Srí Lanky (Bandara, 2012). Teritoria u tohoto druhu mohou vykazovat překryv mezi jedinci z odlišných reprodukčních skupin (např. samčí teritorium a teritorium několika samic). Autor uvádí pozorování, kdy jeden jedinec z takovéto skupiny (např. samec) zahajuje signalizaci (např. zvedáním těla a kýváním hlavy), a

ostatní jedinci sdílející společnou část (např. pohlavně dospělé samice) teritoria se k němu připojují.

Výraznější pohlavní dimorfismus může u agamovitých, podobně jako u jiných živočišných skupin, indikovat významnější vliv pohlavního výběru v reprodukci daného druhu (Aghili et al., 2010). Velikostní pohlavní dimorfismus je u agamovitých, podobně jako u jiných ještěřů, často vychýlen ve prospěch samců (Olsson, 1995, Radder et al., 2006). Harlow et Taylor (2000) v obecné rovině uvádějí, že pro agamy s velikostním pohlavním dimorfismem vychýleným ve prospěch samců je typický polygynní pářící systém, kde větší samci mají větší šanci vítězit v agonistických interakcích nad menšími samci a tak získat partnerky (Znari et El Mouden, 1997).

V societách agamovitých, kde je běžné teritoriální chování a kde samci intenzivně kompetují o samice, přispívají komplexní vizuální signály k budoucí fitness jejich nositele (Ord et al., 2001). Větší tělesná velikost samce spojená s relativně větší velikostí hlavy a délkou končetin může být klíčová pro signální chování v podobě zvedání těla nad podklad a kývání hlavou, které je spojené jak s výstrahou ostatním samcům, tak s námluvami. Rastegar-Pouyani et al. (2013) uvádějí u samců agamy perské (*Trapelus ruderatus*) delší ocas ve srovnání s ocasem samic. Autoři tento znak spojují s agonistickými interakcemi samců, kdy delší ocas pomáhá samci dostat se při fyzickém zápase nad protivníka a zatlačit jej k zemi.

Některé studie u agamovitých nicméně zaznamenávají velikostní pohlavní dimorfismus vychýlený ve prospěch samic – například u *Ceratophora aspera* ze Srí Lanky (Krvavac et al., 2015) nebo u výše zmíněné agamy perské (*Trapelus ruderatus*) (Rastegar-Pouyani et al., 2013). U druhů, kde jsou větším pohlavím samice, je problematické odhadnout, jakou roli hraje tělesná velikost v intrasexuálních interakcích a výběrů partnerů. Lze předpokládat, že v případě samic může větší tělesná velikost představovat kompetiční výhodu, podobně jako u samců – větší samice například mohou získat a obhájit místa vhodnější ke kladení vajec (Stuart-Smith et al., 2007). Tělesnou velikostí může být v případě samic spolu s agonistickým chováním ovlivněna i fekundita. U australské agamy *Amphibolurus muricatus*, podobně jako u řady jiných zástupců agamovitých, větší velikost samic pravděpodobně pozitivně koreluje s vyšší plodností (Harlow et Taylor, 2000). Velikostní pohlavní dimorfismus se může podobně jako u samců projevit v proporcionální velikosti různých tělesných partií. Thompson et Withers (2005) u řady druhů australských agamovitých zaznamenávají relativně delší trup u samic, kdy samice s delším trupem má zároveň větší objem dutiny břišní a je schopna klást větší snůšky. Eskandarzadeh et

al. (2015) uvádějí v případě asijské agamy *Trapelus agilis* relativně delší přední končetiny u samic a nikoliv u samců jako v případě některých jiných agamovitých. Tento znak je autory spojován s hrabáním nor, které je pozorováno pouze u samic.

Tělní výrůstky, jako jsou hrdelní vaky nebo límce, se vyskytují u řady druhů agam (Stuart-Fox et Ord, 2004). V extrémní podobě se tato struktura vyvíjí u australské agamy límcové (*Chlamydosaurus kingii*), přičemž Shine (1990) uvádí, že ačkoliv je límec tohoto druhu výrazně větší než analogické struktury u jiných druhů a patří dokonce k největším v živočišné říši, jeho role v signalizaci a sociálním chování je identická jako u jiných agamovitých. Složitá pohybová schémata ovlivněná motivací manifestovat tělní výrůstky byla pozorována například u indických agam rodu *Sitana*. Zde manifestace velkého, pestře zbarveného hrdelního hřebene samců vyžaduje při signalizaci otáčení těla či vztyčení těla do bipední pozice (Kamath, 2016).

Spolu s tělními výrůstky má nezastupitelnou roli v sociálním chování agamovitých pohlavně specifické a často sezónní zbarvení (např. LeBas et Marshall, 2000). Nápadně zbarvenými partiemi těla jsou u mnoha druhů hrdlo, hrudník a boky. U australské agamy *Ctenophorus decresii* vykazovaly mnohem pestřejší zbarvení u samců a jsou zřejmě objektem pohlavního výběru ze strany samic (Stuart-Fox et al., 2004), jakkoliv mohou být nápadné pro predátory, zejména dravé ptáky, a tím svého nositele znevýhodňovat. Pestřeji zbarveným pohlavím jsou samci také u agamy *Psammophilus dorsalis* z Indie, rovněž v oblasti boků a na ventrální straně těla (Radder et al., 2006). Intenzita pohlavního zbarvení jedince a jeho fyzická kondice často pozitivně korelují, přičemž tělesně menší samci s výrazným pohlavně specifickým zbarvením se vystavují riziku napadení ze strany větších a sociálně výše postavených samců (Martín et Forsman, 1999). Pohlavně specifické zbarvení s vlivem na pohlavní výběr není u agamovitých přítomné jen u samců. U australské agamy ornamentové LeBas et Marshall (2000) uvádějí, že samci se přednostně snaží spářit se samicemi s hrdlem silně zbarveným v oblasti UV spektra a zbarvení samic je tak v tomto případě objektem pohlavního výběru ze strany samců. Sexuální dichromatismus je silně ovlivněn prostředím, které daný druh obývá – druhy obývající otevřenou krajinu jsou z důvodu vyšší hrozby predace obecně méně sexuálně dichromatické, více kryptické a tedy mezipohlavně podobněji zbarvené, než druhy obývající lesní biotopy (Stuart-Fox et Ord, 2004).

Při kladení vajec samice agamovitých, podobně jako samice jiných skupin ještěřů, selektivně vybírají místa s nejvhodnějšími podmínkami pro vývoj vajec. U australského druhu *Amphibolurus muricatus* samice kladou na místa s tenkou vrstvou substrátu, aby vejce byla

vystavena maximu slunečního záření. Je zde pravděpodobná motivace urychlit díky vyšším teplotám inkubace vývoj vajec (Warner et Shine, 2008). U některých druhů, jako například u *Otocryptis wiegmanni* ze Srí Lanky (Sudasinghe et Kusuminda, 2013), je popsáno hloubení „pokusných“ nor (ang. „test nesting“) dříve, než samice vyhloubí noru, do které skutečně naklade. Za indikátor dokončeného kladení je považováno zahrabávání (kamuflování) nory samicí (Stuart-Smith et al., 2005, Pradeep et Amarasinghe, 2008).

4 Materiály a metodika práce

4.1 Charakteristika studovaného druhu: agama stepní (*Trapelus sanguinolentus*) (Pallas, 1814)

Agama stepní (*Trapelus sanguinolentus*) je diurnální, semiarboreální, oviparní ještěř z čeledi Agamidae. Druh obývá rozsáhlé oblasti Střední Asie, od Ruska na východ přes Kazachstán, Uzbekistán, Kyrgyzstán, po severozápadní Čínu, na jih pak po severní Afghánistán a Írán. Izolovaná populace žije ve východní části pohoří Kavkaz na území Ruské federace v oblasti Čečenska a Dagestánu (Ananjeva et al., 2011). Někteří autoři klasifikují populaci z evropského Ruska jako poddruh *T.s.sanguinolentus*, zatímco populaci na území Střední Asie jako poddruh *T.s.aralensis* (Ananjeva et Tsaruk, 1987).

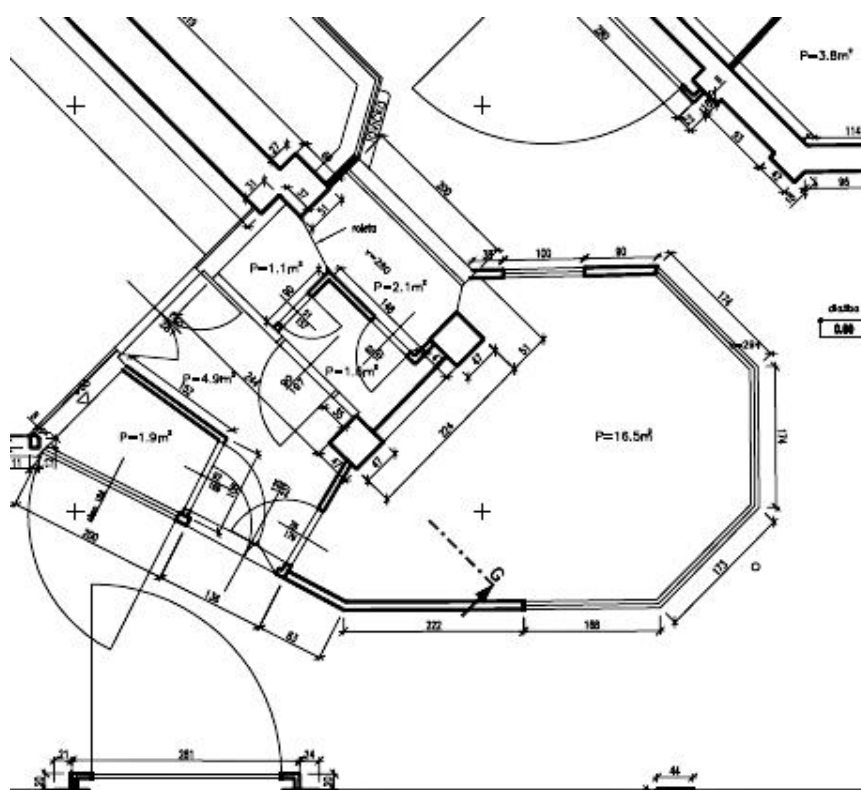
Z hlediska habitatových preferencí jde o generalistický druh, obývající pouštní a polopouštní oblasti až do nadmořské výšky 1200 m.n.m. Vyskytuje se též ve vlhčím prostředí v říčních údolích a na březích řek (Bannikov, 1977). Clemann et al. (2008) uvádějí, že ačkoliv je tento druh přizpůsobivý ve výběru prostředí a nevyhýbá se otevřené krajině, obvykle se zdržuje v blízkosti vegetace a přirozených úkrytů, jako jsou nory pískomilů, syslů a jiných živočichů, skalní rozsedliny nebo úkryty pod kameny.

Tělesnou velikostí se agama stepní řadí k drobnějším druhům, délka těla bez ocasu dosahuje nejvýše 11,8 cm (samci), hmotnost nejvýše 45 g (Bannikov, 1977). Zbarvení je proměnlivé, schopnost barvoměny je rychlá (Sigmund et al., 1994). Základní zbarvení horní strany těla je šedé nebo žlutavě šedé. Barevné změny se projevují v ontogenezi, kdy pro mladé jedince je typická řada oválných světle šedých skvrn táhnoucích se podél hřbetu, pokračujících na bázi ocasu a dvě řady rozšířených skvrn na bocích. Mezi skvrnami dvou sousedících řad se nacházejí větší tmavohnědé nebo tmavošedé skvrny. S nástupem dospělosti u samců tmavé skvrny takřka mizí a světle šedé skvrny světlají, zatímco ve zbarvení samic juvenilní vzor v podstatě přetrvává. Pohlavní zbarvení samců je charakteristické modrým až modročerným zbarvením hrdla, břicha, boků a někdy celé ventrální strany těla (Bannikov, 1977).

Během roku se u tohoto druhu střídá období letní aktivity s obdobím hibernace, která trvá od přelomu října a listopadu do konce února až počátku dubna (Szczerbak, 2003). Pohlavní dospělosti dosahuje agama stepní kolem druhého roku života při délce těla 6,5 až 8 cm. Každou sezónu samice kladou dvě, vzácně tři snůšky po 4 až 18 vejcích, doba inkubace je dva měsíce (Bannikov, 1977).

4.2 Charakteristika expozice „Plazi Středoasijských pouští“

Expozice „Plazi Středoasijských pouští“ je zaměřena na prezentaci plazí fauny pocházející zejména z pouštních a stepních oblastí Střední Asie. V rámci Zoo Praha je situována v „Pavilonu šelem a plazů“ (obr. 1) a byla vytvořena v roce 2012. Expozice „Plazi Středoasijských pouští“ prezentuje některé druhy ještěřů a želv, které se zřídka objevují v lidské péči a jejich chov není v zoologických zahradách ani v jiných institucích rozšířen (Velenský, osobní sdělení).



Obr. 1: Půdorys expozice „Plazi Středoasijských pouští“ (se svolením Zoo Praha).

Expozice má charakter pouštního terária (viz obr. 2). V zadní části je od podlahy ke stropu situována stěna z umělého kamene imitující skalní stěnu obklopenou balvany. Směrem k chodbě pavilonu balvanitý terén přechází v písčité. Při pohledu směrem od vchodu do pavilonu se na pravé straně terária nachází kaskádovitý svah a v přední části terária písčitá plošina, kde jsou umístěny největší topné kameny. Na plošině v přední části terária se nachází krmné místo. Náhled do expozice je návštěvníkům umožněn skrze čtyři skleněné stěny a menší skleněné okno ve stěně na pravé straně terária.



Obr. 2: Expozice „Plazi Středoasijských pouští“ při čelním pohledu směrem od vchodu do pavilonu. Foto Karel Novák.

Podlaha expozice je tvořena kaskádou nádrží naplněných pískem, cca 40 cm hlubokých a drenážovaných na dně nádrže. To umožňuje promývání písku vodou tak, aby chovaní ještěři měli vždy možnost zahrabat se do vlhkého písku. K prolití písku vodou (příp. k nacházení vajec) dochází cca jednou za tři týdny, v letních měsících (červen až srpen) je cíleně navozeno sušší období.

Světelný a tepelný režim v teráriu zahrnuje tyto komponenty:

- i) 2 vysokotlaké výbojky 400 W, 1 vysokotlakou výbojku 175 W, 2 LED lampy o výkonu 100 W a 2 lampy SOLAR RAPTOR SPOT (+ UVB složka). Tato svítidla jsou umístěna 2,5 metru nad povrchem.
- ii) 2 lampy OSRAM ULTRA VITALUX 300 W, zavěšené 40 cm nad povrchem. Tyto světelné zdroje zajišťují základní teplotní podmínky v teráriu.

Délka světelného dne se v sezoně plynule mění od 9 do 15 hod. Ve 2 měsících zimování (prosinec, leden) je světelný výkon redukován na čtvrtinu a lokální osvětlení a vyhřívání je vypnuté. Topná místa jsou vyrobena z 200 W topných kabelů zalitých do betonu a imitujících kámen. V expozici se nacházejí celkem 3. Plocha vytápěných míst je cca 0,75 m². Ovzduší v

expozici není izolováno od vnějšího prostředí. Po celý rok 24 hodin denně vhání ventilátor dovnitř ze střechy pavilonu venkovní vzduch (ten se ihned ohřívá od svítidel a topných kabelů). V teplém počasí má přiváděný vzduch stejnou teplotu jako vzduch venkovní, při chladném počasí se ohřívá průchodem trubící přes atrium. Roku 2016 letní teploty přiváděného vzduchu kolísaly mezi 20 °C a 32 °C, zimní minimum bylo 11 °C (Velenský osobní sdělení).

V rámci studie bylo provedeno snímkování termovizní kamerou, které proběhlo ve 4 termínech – ve dnech 22.5., 2.7., 24.8. a 23.11. Snímky byly pořízeny buď ve dvou fázích během dne – v 11 hod. dopoledne a ve 14 hod. odpoledne (24.8.) anebo z časových důvodů jednorázově (22.5., 2.7., 23.11.). Snímky z termovizní kamery byly vyhodnoceny ve vztahu k teplotním preferencím chovaných jedinců agamy stepní, zejména při vyhřívání a kladení. Ke snímkování byla použita termovizní kamera Testo 890-2.

V expozici „Plazi Středoasijských pouští“ a příslušném zázemí je chováno celkem 10 plazů, z toho 2 druhy želv a 8 druhů ještěřů. Jedná se konkrétně o druhy: želva stepní (*Testudo horsfieldi*), želva hvězdnatá (*Geochelone elegans*), gekon turkeštánský (*Cyrtopodion fedtschenkoï*), gekon zázračný (*Teratoscincus scincus*), paještěrka stepní (*Eremias arguta*), paještěrka písečná (*Eremias grammica*), trnorep mezopotámský (*Saara loricata*), agama turkeštánská (*Paralaudakia lehmanni*), agamka písečná (*Phrynocephalus mystaceus*) a agama stepní (*Trapelus sanguinolentus*).

4.3 Charakteristika místní chovné skupiny agamy stepní

Stávající chovná skupina agamy stepní v Zoo Praha pochází z jedné zakladatelské populace o počtu 20 jedinců, dovezené z volné přírody. Odchyt proběhl v roce 2012 v jižním Uzbekistánu (na lokalitách v okolí Nuzrabatu (37°32'55.22"S; 66°43'10.04"V) a na pouštní lokalitě Kattakum severně od města Termez (37°32'55.22"S; 66°43'10.04"V)) (* - zvířata byla získána výměnou od ruského zoologa a obchodníka Grigorije Soročinského).

V této studii bylo sledováno chování skupiny výhradně v rámci expoziční části, jedinci chovaní v zázemí mimo expozici do studie zahrnuti nebyli. K datu zahájení studie 10.2.2016 se v expozici nacházelo celkem 22 jedinců agamy stepní, z toho 4 samci a 18 samic (viz tabulka 1). V následujícím období pozorování během roku došlo k úhynu celkem 11 jedinců, z toho 10 samic a 1 samce. Na konci roku k datu ukončení studijního období dne 1.12. se v expozici nacházelo 11 jedinců. Během roku nebyli do expozice žádní noví jedinci doplňováni a u některých jedinců bylo získáno menší množství dat o jejich chování z důvodu jejich úhynu.

Žádné ze zaznamenaných úmrtí nebylo způsobeno infekčním onemocněním nebo parazitací. Významnější mechanické poranění hlavy bylo zaznamenáno v 1 případě u samce, jeho příčinou byl zřejmě eskalovaný fyzický zápas spojený se vzájemným kousáním. Drobná mechanická poranění v oblasti úst následkem fyzických zápasů se vyskytovala častěji a to u obou pohlaví.

Sezónní aktivita jedinců chovaných v podmínkách Zoo se liší od stavu uváděného z volné přírody. Agamy stepní v Zoo vlivem chovatelských podmínek (teplotní a světelný režim v teráriu) vykazují delší období letní aktivity (počátek února až konec listopadu) a kratší období zimování (počátek prosince až konec ledna). Tato skutečnost významně ovlivňuje jejich chování. Počet snůšek za sezónu u jednotlivých samic může být vyšší, než uvádějí studie z volné přírody (tj. vyšší, než 3), jak bylo chovateli zjištěno v předchozích letech (2012 až 2015, Velenský osobní sdělení). Líhnuto je řízené množstvím mláďat pro potřeby chovu. Každý rok je zapotřebí přibližně 20 odchovaných jedinců pro doplnění expozice. V současnosti jsou nasazovány pouze jarní snůšky do počtu cca 100 mláďat. S přebytkem je počítáno z důvodu selekce kvalitních jedinců pro expozici, poskytnutí jedinců jiným chovatelským institucím a teplotního určení pohlaví u tohoto druhu (Velenský osobní sdělení).

Tabulka 1: Evidence a metrické charakteristiky jedinců chovné skupiny agamy stepní v expoziční části na počátku roku 2016 (10.2.2016).

Individuální identifikace byla uskutečněna: i) zastřížením drápů, ii) barevnými značkami na čtyřech partiích těla: 1 – hřbet v oblasti lopatkového pásma, 2 - hřbet v oblasti pánevního pásma, 3 – levé stehno, 4 – pravé stehno.

označení (drápy + barevné značky na těle)	pohlaví	délka těla; celková délka (mm)	hmotnost (g)	datum úhynu
všechny, ČERVENÁ 1	samice	97; 116	39,3	
2, 3, 4, ČERVENÁ 2	samice	94; 148	37,9	
3, levá, ČERVENÁ 3	samice	97; 138	29,8	11.3.2016
1, levá, ČERVENÁ 4	samice	94; 138	30,5	
2, levá, MODRÁ 1	samice	96; 149	33,3	12.9.2016
3, pravá, MODRÁ 2	samice	92; 96	32,6	
2, levá, MODRÁ 3	samice	92; 134	36	29.3.2016
5, pravá, MODRÁ 4	samice	103; 161	29,3	30.4.2016
všechny, ZELENÁ 1	samice	95; 150	32	25.3.2016
1, levá, ZELENÁ 2	samice	92; 146	30,1	
3, levá, ZELENÁ 3	samice	95; 130	30,3	19.10.2016
1, levá, ZELENÁ 4	samice	92; 143	32	

2, 3, pravá, ČERVENÁ 1+2	samice	90; 125	29,7	
1, levá, ČERVENÁ 3+4	samice	93; 135	28,1	
2, levá, MODRÁ 1, 2	samice	86; 138	18	27.4.2016
3, pravá, MODRÁ 1, 2, 3	samice	86; 136	26	23.10.2016
3, pravá, ZELENÁ 1, 2, 3	samice	97; 145	23,2	6.5.2016
3, pravá, ČERVENÁ 1, 2, 3, 4	samice	92; 123	29,1	10.8.2016
všechny, MODRÁ 3, 4	samec	107; 159	35,6	26.10.2016
1, levá, ZELENÁ 1, 2, 3, 4	samec	92; 153	27,8	
3, levá, ZELENÁ 3, 4	samec	93; 136	25,1	
3, 4, pravá, ČERVENÁ 1, 2, 3	samec	90; 149	26,1	

4.4 Pozorování a odchyt jedinců, vyhodnocení výsledků

Pozorování bylo zahájeno 10.2.2016 a ukončeno 30.11.2016. Pokrývalo tak celé období letní aktivity druhu (tomu odpovídá dále užívaný pojem studijní období). V období od 10.2. do 1.6. (celkem 34 pozorovacích dní, 53 hodin pozorování) probíhala pozorování v různých dnech v týdnu a různých denních hodinách po dobu 60 až 120 minut. Od 1.6. bylo zavedeno systematické pozorování v pevně stanovených časech (celkem 25 pozorovacích dní, 25 hodin pozorování).

Od 1.6. byl začátek pozorování stanoven vždy na celou hodinu a každé pozorování trvalo 60 minut. Pozorování probíhala v rozmezí mezi 9 a 16 hodinou. Během jednoho dne probíhalo max. jedno pozorování. Po stanovený časový interval byli sledováni všichni jedinci agamy stepní v teráriu, přičemž se formou **ad libitum sampling** (ad libitum pozorování) (Altmann,

1974) zaznamenával výskyt různých forem chování. Pozorování ad libitum formou znamenalo sledování všech jedinců po určitý čas a neselektivní zaznamenávání všech prvků chování, které byly pozorovány.

Pozorovány byly následující formy chování:

- i) Vyhřívání: jedinci vyhledávali vyhřívaná místa (tj. místa vyhřívaná zářivkami a topnými kameny). Zde setrvali bez pohybu, byla pozorována snaha nastavit co největší plochu těla tepelnému záření i vedení tepla – častou polohou bylo ležení na břiše s končetinami mírně od těla.
- ii) Potravní chování: aktivní pohyb, konzumování rostlinné potravy (listy a květy bylin), lov a konzumace živočišné potravy (krmný hmyz).
- iii) Signální a agonistické chování: signalizace na vnitropohlavní i mezipohlavní úrovni byla vizuálního charakteru a sestávala z několika pohybových schémat.

Jednalo se o následující pohybová schémata:

iii a) zvedání těla nad podklad (viz obr. 3 a, 4 a, b),

iii b) zvedání těla nad podklad doprovázené dalšími pohyby – např. zvedáním ocasu nad podklad a pohyby ocasu, roztahováním hrdla (viz obr. 3 b), prohýbáním (vyklenutím) hřbetu či zvedáním ocasu nad podklad a pohyby ocasu (viz obr. 3 c, 3 d, 4 b).

Každé z těchto pohybových schémat má dle studií u jiných druhů agam určité variace (např. Thompson et Thompson, 2001, Ord et Evans, 2003, Radder et al., 2006, Patankar et al., 2013) vzhledem ke konkrétní situaci jedince. V této studii, zvedání těla nad podklad (obr. 3 a) se zdálo být u obou pohlaví základním signálním chováním spojeným s „teritorialitou“ a vyjadřujícím hrozbu. Roztahování hrdla bylo dalším stupněm tohoto chování, vyjádřením hrozby a často bylo bezprostředně následováno přímou konfrontací (fyzický zápas). Vyklenutí hřbetu bylo typické pro samice při kontaktu se samcem, a pravděpodobně bylo chováním vyjadřujícím jak submisivitu, tak receptivitu (Patankar et al., 2013). V případě samic bylo v naší studii zaznamenáno výstražné chování jedince (iniciátorky) v bezprostřední blízkosti druhého jedince (recipientky). Varující samice se napřímila na všech čtyřech končetinách téměř kolmo pod tělem, s tělem zdviženým nad podklad, vyklenutým hřbetem, roztaženým hrdlem a pomalou chůzí doprovázenou opakovaným zvedáním a klesáním těla (push-ups) se blížila k druhé samici, která reagovala útekem. Podobnou, avšak ne identickou pozici zaznamenali Thompson et Thompson (2001) u australského druhu *Lophognathus gilberti*, a to pouze u samců. Pozice s hlavou skloněnou k podkladu, hřbetem

vyklenutým nahoru, kloakou dotýkající se podkladu a ocasem namířeným mírně nahoru (Bruton, 1977, Radder et al., 2006, Patankar et al., 2013) byla v rámci naší studie pozorována u samic a její výskyt byl asociován se signalizací vůči samci – jednalo se pravděpodobně o projev receptivity a submisivity (Patankar et al., 2013). Dalším pozorovaným typem chování bylo kontaktování jiného jedince pomocí jazyka. Kontaktování jazykem bylo pozorováno v souvislosti s epigamním chováním ze strany samců vůči samicím (Mason et Parker, 2010), méně často i obráceně.

- iv) Reprodukční chování včetně kladení: zahrnovalo různě složité a ne vždy přítomné epigamní chování, předcházející kopulaci (vždy spojené s chováním signálním - viz iii). Pozorováno bylo dále vlastní kopulační chování a kladení vajec spojené s hloubením nor.



Obr. 3 a) až d), zleva:

- a) zvedání těla nad podklad,
- b) samec s tělem zdviženým nad podklad a roztaženým hrdlem,
- c) samice (vpředu) prohýbající hřbet směrem nahoru v přítomnosti samce,
- d) vlevo samec manifestující své postavení zvedáním těla nad podklad, vpravo samice s prohnutým hřbetem (někdy doprovázeno též rychlými pohyby ocasu).



Obr. 4 a, b:

nahoře: signalizující samec na topném kameni, obklopen třemi samicemi.

dole: vlevo signalizující samec, červenou čarou je naznačen směr vertikálního pohybu. Vpravo samice v pozici s mírně vyklenutým hřbetem.

Ad-libitum snímkování celé skupiny bylo počínaje 24.8. doplněno paralelně probíhajícím snímkováním metodou **focal-animal sampling** (pozorování fokálního zvířete) ve stanovených časových intervalech (např. Fragaszy et al., 1992). Metoda pozorování fokálního zvířete je určena k zaznamenávání frekvencí a trvání jednotlivých prvků chování (Mann, 1999) a proto byla použita i v této studii. V rámci fokálního pozorování byl, jak doporučuje Altmann (1974),

po stanovenou dobu pozorován pouze jedinec nebo dvojice. Za fokální exempláře byli vybráni sociálně aktivní jedinci, často pozorovaní při signálním, agonistickém a epigamním chování:

- i) samec s označením Z 1,2,3,4,
- ii) dvě dvojice samic:
 - ii a) samice s označením M 1,2,3 a Č 4,
 - ii b) samice s označením Č 1,2 a Z 4.

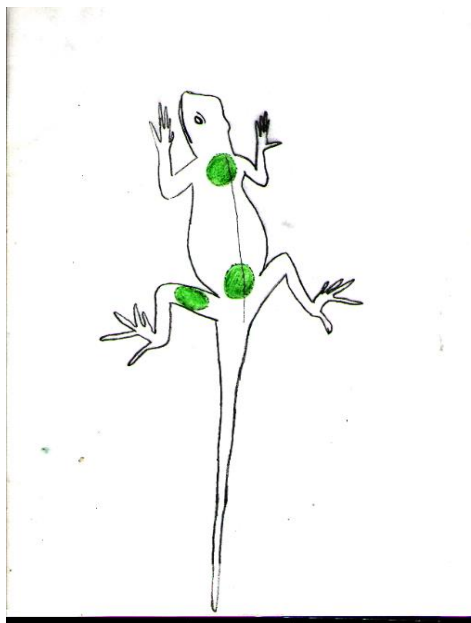
Fokální jedinec, resp. dvojice, byli pozorováni pokaždé po dobu 30 minut a ve třech pevně stanovených časech: od 9 do 9:30 hod, od 12 do 12:30 hod. a od 15 do 15:30 hod. Celkem byla metoda pozorování fokálního zvířete použita během studijního období v 9 termínech o celkové délce pozorování 270 minut.

Ve formě fotografií a videozáznamů byly v jarním období během pozorování formou ad libitum zachyceny nejdůležitější aspekty zejména epigamního chování agam stepních.

Chování jedinci byli odchyceni v průběhu studijního období celkem pětkrát – ve dnech 10.2., 8.3., 28.5., 19.7. a 1.12. V těchto dnech byli změřeni (délka těla bez ocasu a celková délka včetně ocasu v mm) a zváženi (v g). K měření bylo použito pravítko, k vážení laboratorní váhy. Měření bylo uskutečněno s přesností na 1 mm, vážení s přesností 0,1 g. Dále byla subjektivně posouzena kondice zvířat – celkový vzhled, osvalení a tučnost jedince (u starých jedinců se výrazně projevovала kachexie), pružnost kůže (u starých jedinců nižší), dále zbarvení, gravidita a přítomnost mechanických zranění nebo zánětlivých změn.

Při prvním odchytu dne 10.2. byli všichni jedinci pro účely individuální identifikace barevně označeni. Ke značení byly použity lihové popisovače tří barev (červená, modrá, zelená) a jedinci byli značeni na čtyřech místech těla. Každému jedinci byl přidělen individuální kód dle barvy a umístění značky/značek – tedy například Z 1, 2, 3, 4 (zelené značky, dvě na hřbetě - lopatková a pánevní oblast, třetí na levém a čtvrtá na pravém stehně) – viz obr. 5. V pozdějších termínech odchytu byly značky vzhledem k růstu a svlékání jedinců obnovovány. Lihový popisovač dle našeho pozorování neměl negativní vliv na zdraví a kondici zvířat, přičemž použití lihu pro vyčištění míst na těle určených ke značení uvádí u plazů např. Bennett (1999). Značky, vždy umístěné mimo oblast hrdla, břicha a boků, dle našeho pozorování nekolidovaly s přirozeným zbarvením a neovlivňovaly vizuální komunikaci a sociální chování agam. Tento poznatek byl v souladu s literaturou: zbarvení ventrální strany těla bylo rozhodující pro vnitrodruhovou signalizaci a sociální status u agamovitých (např. Bruton, 1977, Radder et al.,

2006), zatímco zbarvení dorzální strany těla více souviselo s typem prostředí, které druh obývá (Stuart-Fox et Ord, 2004).



Obr. 5: Znázornění systému individuálního značení, který byl pro tuto studii použit – zde jako příklad jedinec Z 1, 2, 3.

Výsledky pozorování chovné skupiny agamy stepní byly vyhodnoceny kvantitativní formou včetně statistické analýzy. Výsledky vycházely z analýzy poznámek pořízených během pozorování, jak formou ad libitum sampling, tak formou focal-animal sampling (v pozdější fázi studijního období a u vybraných jedinců).

Pro **deskriptivní statistickou analýzu** tělesných rozměrů byly použity tyto metrické charakteristiky:

- i) délka těla bez ocasu (od konce čenichu po otvor kloaky),
- ii) hmotnost.

Celková délka těla (včetně ocasu) nebyla do hodnocení zařazena vzhledem k častým mechanickým úrazům ocasní partie, jejichž důsledkem běžně byl chybějící konec ocasu. Délka ocasu tak u řady jedinců nebyla vypovídající charakteristikou.

Deskriptivní analýza růstu jedinců během studijního období byla doplněna grafickým výstupem, s použitím programu Statistica.

Ke **statistickému vyhodnocení chování** bylo vzhledem k častému výskytu a předpokládané důležitosti v sociálním životě agam vybráno signální chování a agonistické chování a to v následujících formách:

- i) signální chování,
- ii) agonistické interakce mezi samci,
- iii) agonistické interakce mezi samicemi,
- iv) mezipohlavní agonistické interakce.

Přihlédnuto bylo ke skutečnosti, že pozorování probíhala jak formou ad libitum sampling, tak formou focal-animal sampling. Výsledky získané oběma metodami byly vyhodnoceny odděleně. Ke kvantitativnímu vyhodnocení vybraných aspektů chování byl použit program R. Hladina významnosti pro všechny statistické analýzy byla stanovena na (α 0,05).

Ke grafickému znázornění četnosti signálního chování během pozorování formou focal-animal sampling byl použit program MS Excel.

K vyhodnocení agonistických interakcí mezi jedinci chovné skupiny byl dále použit Clutton-Brock index. Tento index dle Clutton-Brocka et al. (1979) umožňuje kvantifikovat úspěšnost každého jedince jednak ve vztahu k množství vítězných interakcí, jednak ve vztahu k relativní úspěšnosti soupeřů, nad kterými daný jedinec zvítězil, nebo jimi byl poražen. Index byl počítán dle následujícího vzorce:

$$D_{CB} = (B + \sum b + I) / (L + \sum l + I),$$

kde B = počet jedinců, nad kterými pozorovaný jedinec zvítězil,

$\sum b$ = součet všech jedinců, nad kterými zvítězili jedinci poražení pozorovaným jedincem,

L = počet jedinců, se kterými pozorovaný jedinec prohrál,

$\sum l$ = součet všech jedinců, se kterými prohráli jedinci vítězní nad pozorovaným jedincem

I = počet jedinců, kteří nebyli pozorováni ani v úspěšné, ani v neúspěšné interakci s pozorovaným jedincem.

5 Výsledky

5.1 Výsledky deskriptivní statistické analýzy

Samci oproti samicím dosahovali větší tělesné délky ve středních i extrémních hodnotách. U samic byla zjištěna větší hmotnost, avšak pouze v maximálních hodnotách. U samic byl zjištěn výraznější rozdíl mezi minimálními a maximálními hodnotami hmotnosti (30,7 g oproti 15,3 g u samců). Nejvyšší variabilita v metrických charakteristikách byla zaznamenána u délky těla samců ke dni 8.3. (směrodatná odchylka v mm).

Vysoké hmotnosti u některých samic zaznamenané ke dni 8.3. byly ovlivněny graviditou těchto samic. V tomto termínu byly zaznamenány 3 gravidní samice, které měly vysokou hmotnost a 4 samice po vykladení s nižšími hmotnostmi.

Celkově největší tělesné rozměry v obou veličinách a u obou pohlaví byly zaznamenány během pozdního jara a léta (28.5., 19.7.) v období, kdy reprodukční aktivita u obou pohlaví silně poklesla a u žádné ze samic nebyla zjištěna gravidita.

Trend tělesného růstu jedinců obou pohlaví během sezóny byl analyzován graficky. Vzhledem k charakteru souboru jedinců (nelze předpokládat normální rozdělení dat) byla generována růstová křivka proměnlivosti délky těla a hmotnosti během studijního období, založená na mediánech naměřených dat (obr. 6 a, 6 b, 7 a, 7 b). U samců byl průběh křivky v obou metrických charakteristikách (obr. 6 a, b) ovlivněn malou velikostí souboru samců (4 jedinci) a značným velikostním rozdílem mezi tělesně největším a po část studijního období sociálně nejvýše postaveným samcem (samec M 3,4) a zbylými 3 samci. Ke dni 28.5. byla u tělesně největšího samce naměřena menší tělesná délka než v předchozím měření 8.3. (109 mm oproti 115 mm). Tento výsledek nebyl způsoben chybou měření.

Tabulka 2: Morfometrické charakteristiky skupiny samců agamy stepní v Zoo Praha (n jedinců = 4) (l – délka těla, m – hmotnost).

	l průměr (mm)	min.	max.	medián	m průměr (g)	min.	max.	medián
10.2.	96	90	107	93	28,7	25,1	35,6	27
8.3.	100	92	115	97	32,2	28,4	40	30,2
28.5.	103	99	109	102	38	36	40,4	37,8
19.7.	103	96	107	104	36	35,9	37,1	36
1.12.	101	95	105	104	35,3	34,2	36	35,6

Tabulka 3: Morfometrické charakteristiky skupiny samic agamy stepní v Zoo Praha (n jedinců = 18) (l – délka těla, m – hmotnost).

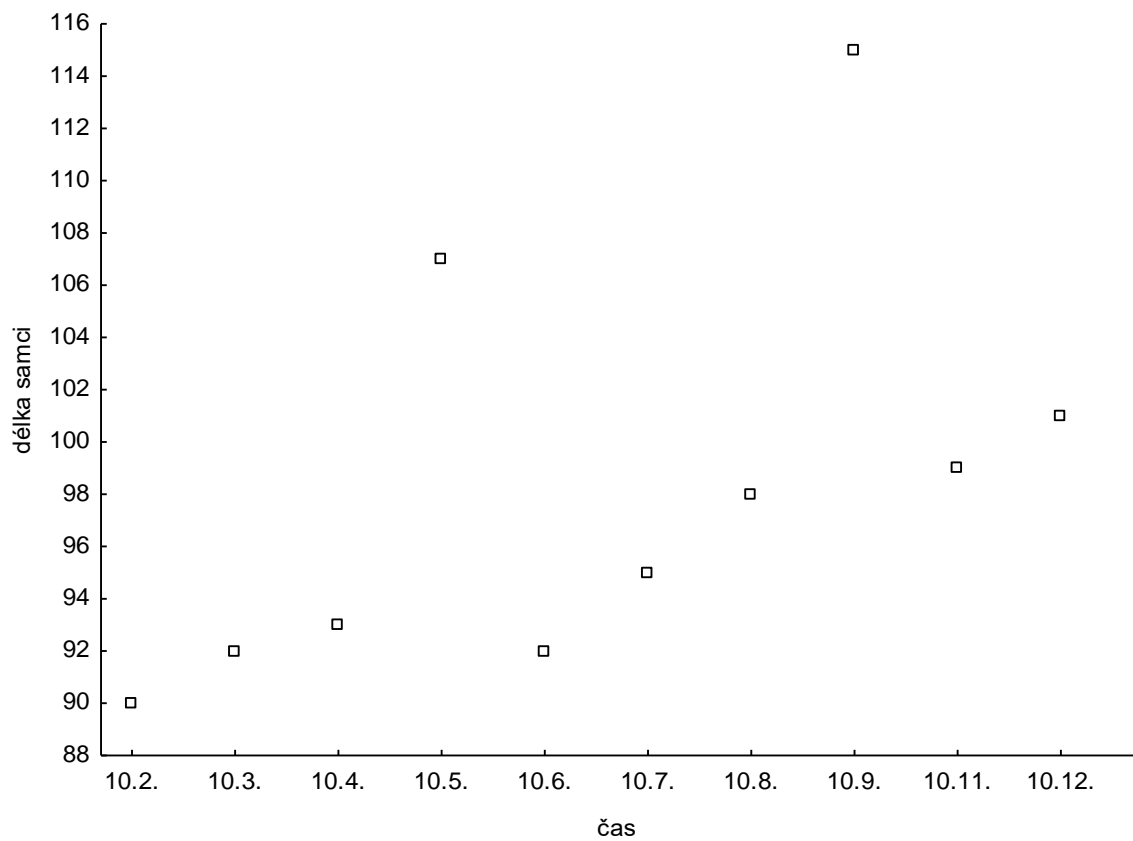
	l průměr	l min.	l max.	l medián	m průměr	m min.	m max.	m medián
10.2.	94	86	103	94	30,4	18	39,3	30,2
8.3.	96	88	110	96	31,8	20,9	46,6	31,4
28.5.	98	93	102	98	33	30,2	44,3	35,4
19.7.	97	91	103	97	37	27,4	48,7	36,5
1.12.	100	95	104	102	37,5	29,3	47,1	36,4

Tabulka 4: charakteristiky variability – samci (l , m – délka těla, hmotnost).

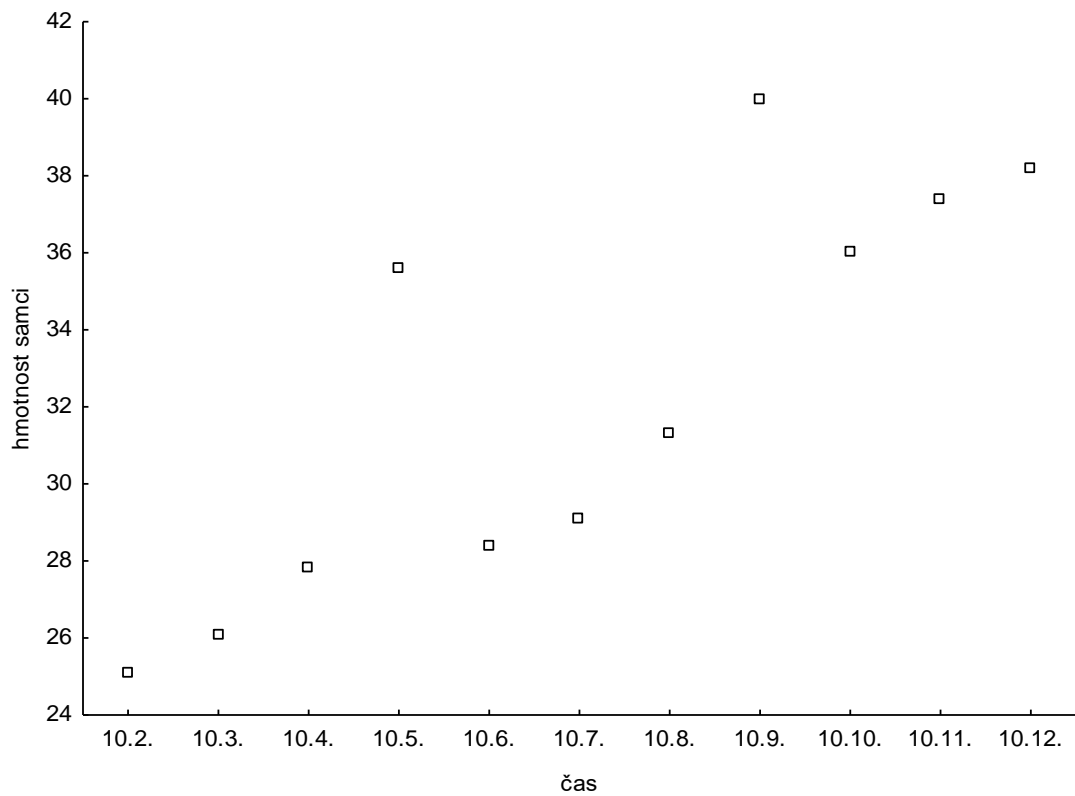
	l rozptyl	směrodatná odchylka	střední chyba průměru	variační koeficient	m rozptyl	směrodatná odchylka	střední chyba průměru	variační koeficient
10.2 .	60,33	7,77	3,89	8,14	22,75	4,77	2,39	16,65
8.3.	106	10,3	5,15	10,3	28,52	5,34	2,67	16,58
28.5 .	18,66	4,32	2,16	4,19	3,39	1,84	0,92	4,84
19.7 .	29,66	5,45	2,73	5,32	0,67	0,82	0,41	2,28
1.12 .	20,23	4,49	2,59	4,43	0,9	0,95	0,55	2,69

Tabulka 5: charakteristiky variability – samice (l , m – délka těla, hmotnost).

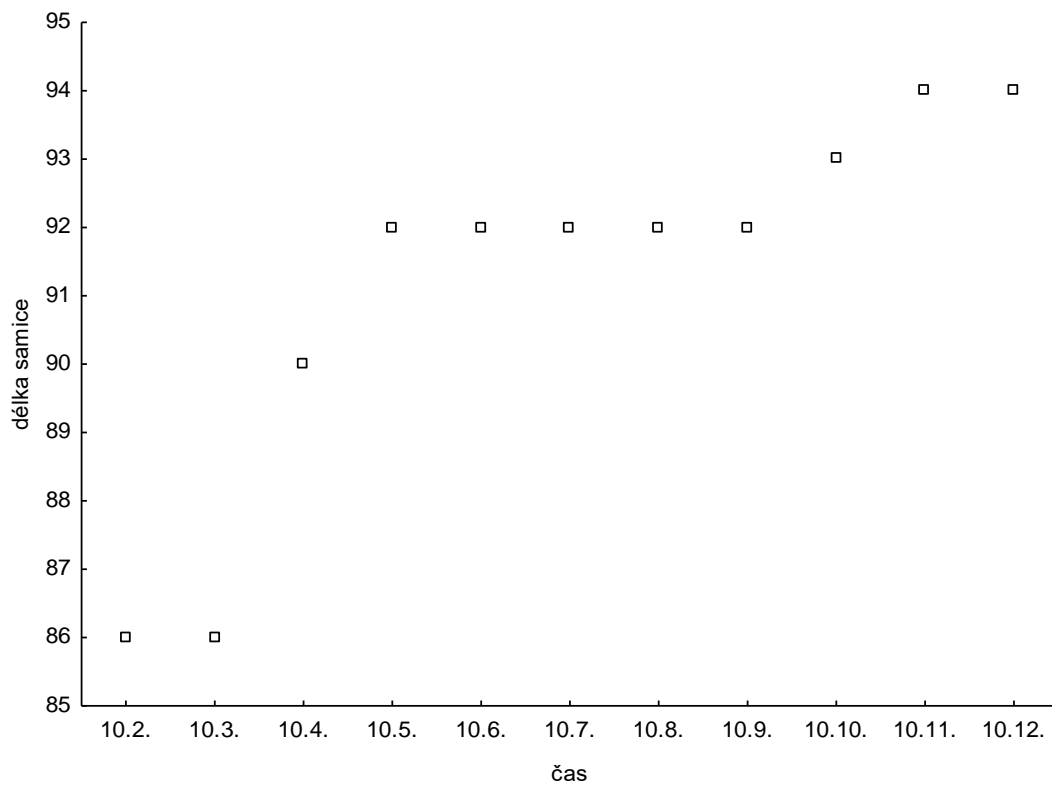
♀	l rozptyl	směrodatná odchylka	střední chyba průměru	variační koeficient	m rozptyl	směrodatná odchylka	střední chyba průměru	variační koeficient
10.2 .	16,15	4,02	0,95	4,30	24,70	4,97	1,17	16,35
8.3.	24,60	4,96	1,17	5,14	39,56	6,29	1,48	19,76
28.5 .	9,55	3,09	0,98	3,16	24,70	4,97	1,57	15,07
19.7 .	18,66	4,32	1,30	4,43	35,52	5,96	1,80	16,24
1.12 .	15,44	3,93	1,39	3,94	37,45	6,12	2,16	16,32



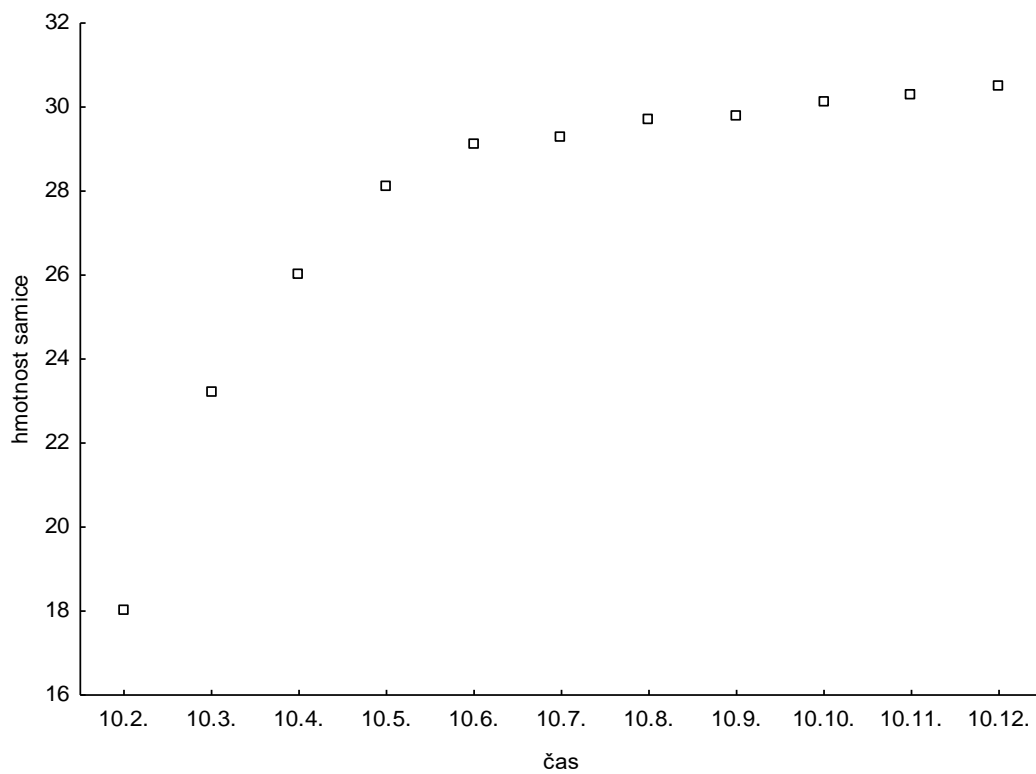
Obr. 6 a: Proměnlivost tělesné délky samců v čase – graf mediánů.



Obr. 6 b: Proměnlivost tělesné hmotnosti samců v čase – graf mediánů.



Obr. 7 a: Proměnlivost tělesné délky samic v čase – graf mediánů.



Obr. 7 b: Proměnlivost tělesné hmotnosti samic v čase – graf mediánů.

5.2 Vyhřívání

Při každém pozorování byl zaznamenán pobyt na vyhříváných místech. V rámci ad libitum snímkování byli opakovaně zaznamenáni jedinci, kteří po celou dobu jednoho pozorování (60 až 120 minut, od 1.6. vždy 60 minut) setrvali bez pohybu na vyhříváných místech. Atraktivním místem pro agamy stepní byly na počátku studijního období a v jarním období (počátek února až cca polovina května) topné kameny v dolní části terária (viz obr. 11 – označeno červenou tečkou), kam se jedinci často stahovali. Naproti tomu v letním období (červen až srpen) bylo pro většinu jedinců atraktivnější vyhřívané místo na kaskádovitém svahu na pravé straně terária (obr. 11 – modrá tečka). Vyhřívané místo v horní části terária (obr. 11 – žlutá tečka) bylo hojněji navštěvováno na počátku studijního období a na jaře (počátek února až květen), než v letních měsících.



Obr. 8: Expozice „Plazi Středoasijských pouští“. Barevnými plochami (červená, modrá, žlutá) jsou vyznačena agamami nejvyužívanější vyhřívaná místa. Foto Karel Novák.

Výsledky focal-animal sampling byly limitovány jeho pozdním načasováním (srpen až září) a zachycují tak denní režim aktivity agam mimo období nejvyšší reprodukční aktivity. V rámci focal-animal sampling (vždy 30 minut) samic bylo u jedné samice celkem třikrát zaznamenán nepřetržitý třicetiminutový statický pobyt na vyhřívaném místě. Tato situace byla identická v různých dnech a denních dobách (jak v 9 hodin dopoledne, tak v 15 hodin odpoledne). V případě jiných samic byly mezi pobyty na vyhřívaných místech (typicky 4 až 10 minut) pozorovány několikasekundové přesuny na jiná místa, které byly opět následovány několikaminutovým statickým pobytem. Při fokálním pozorování sociálně nejvýše postaveného samce se pobyty na vyhřívaných místech (typicky 2 až 5 minut) často střídaly s rychlými pohyby po teráriu (obvykle několik desítek sekund), spojenými se signálním chováním.

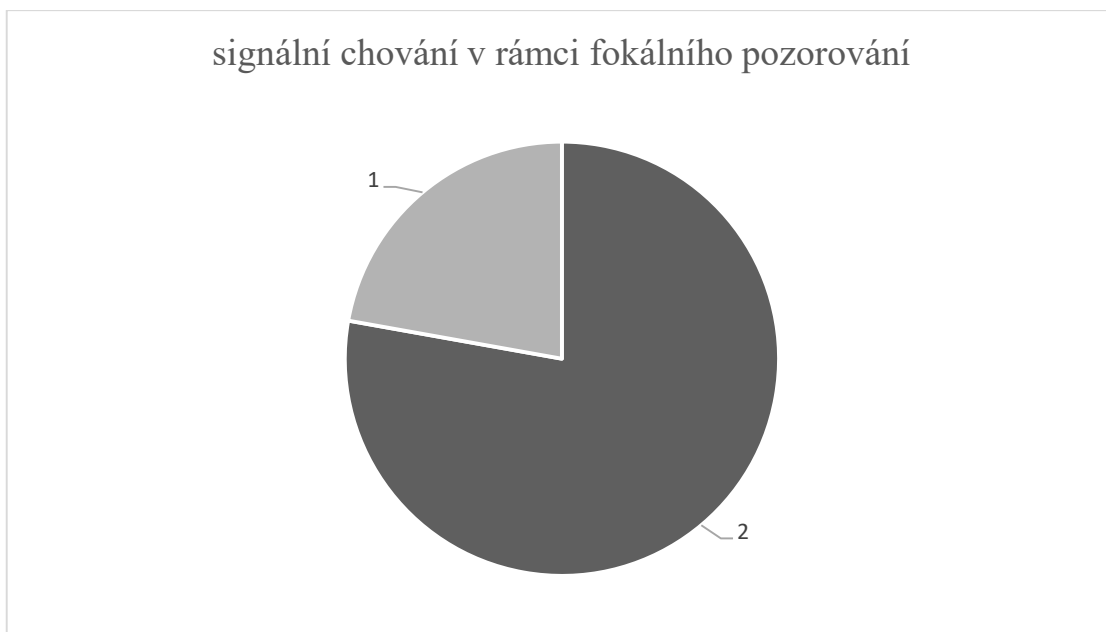


Obr. 9: Podíl času, po který se alespoň jeden pozorovaný jedinec vyhříval ku celkovému času fokálního pozorování. 1 – celkový čas, kdy se alespoň jeden pozorovaný jedinec vyhříval (214 minut), 2 – celkový čas, kdy žádný jedinec nebyl pozorován při vyhřívání (56 minut). Celkový čas 270 minut, týká se celého souboru (4 samice: Č 1, 2 ; Č 4; M 1, 2, 3; Z 4 a 1 samec: Z 1, 2, 3, 4).

5.3 Signální a agonistické chování

Signální chování spojené s hrozbou ve své typické formě (opakované zvedání těla na předních končetinách nad podklad) bylo nejčastěji pozorovaným vzorcem sociálního chování po celé studijní období. Zaznamenáno bylo v rámci ad libitum sampling celkem ve 314 případech, z toho 116 u samic a 198 u samců, tj. 63% případů zaznamenaného signálního chování, ačkoliv samci tvořili jen 18% souboru sledovaných jedinců. Z celkem 198 případů zaznamenaných u samců bylo 159 (tedy 80%) pozorováno u 2 samců (M 3, 4 a Z 1, 2, 3, 4) kteří byli během studijního období nejsilnější v agonistickém a nejaktivnější v sexuálním chování (lze je tedy označit za samce sociálně „nejvýše postavené“). Z celkem 18 samic na počátku studie bylo během studijního období 8 samic minimálně v 1 případě pozorováno při signálním chování.

Jak bylo zjištěno při fokálním pozorování, signální chování pokrývalo minoritní, nicméně významnou část celkové denní aktivity agam (viz obr. 10). V rámci fokálního pozorování druhého ze 2 sociálně „nejvýše postavených“ samců bylo ke dni 14.10. zaznamenáno, že tento samec 21 minut z celkových 30 minut pozorování věnoval téměř neustálému pohybu po expozici (zejména na vyvýšených místech) a signálnímu chování, občas přerušnému (několik sekund) snahou navázat kontakt se samicí. Ve zbytku času odpočíval a vyhříval se. Z celkových 90 minut fokálního pozorování tohoto samce (3 x 30 minut) věnoval samec 34 minut signálnímu chování, tj. 38 % času (viz obr. 11). U 4 samic, které byly pozorovány metodou focal-animal sampling, byly zaznamenána variabilita v čase, po který se věnovaly signalizaci. Pouze u 1 z takto pozorovaných samic nebylo signální chování zaznamenáno vůbec.



Obr. 10: Poměr času věnovaného signálnímu chování u všech pozorovaných jedinců (1,77 minut) ku celkovému času fokálního pozorování (2,270 minut).



Obr. 11: poměr času věnovanému signálnímu chování u pozorovaných jedinců v rámci celkového času fokálního pozorování. 1 – žádné signální chování (193 minut), 2 – samec Z 1, 2, 3, 4 (34 minut), 3 – samice Č 4 (21 minut), 4 – samice M 1, 2, 3 (14 minut), 5 – samice Z 4 (8 minut), 6 – samice Č 1, 2 (0 minut). Celkový čas 270 minut.

Při obou metodách pozorování bylo ve 4 případech zaznamenáno synchronizované signální chování samce a samice, kteří v tu chvíli byli v těsné blízkosti. Ve 2 z těchto případů tento synchronizovaný pohyb bezprostředně předcházel epigamnímu chování a pokusu o kopulaci. Naproti tomu ve 2 jiných případech intersexuální interakce si toto chování uchovalo význam hrozby. Bylo zaznamenáno jako odpověď samice na výzvu ze strany samce, poté následoval přímý konflikt. Signální chování doprovázené roztahováním hrdla bylo (mimo kontext fyzického zápasu) pozorováno vzácně – pozorováno bylo v 2 případech u sociálně nejvýše postaveného samce, ve 2 případech u samice.

Agonistické chování spojené jak se signálním chováním (hrozbou), tak s přímou agresí patřilo k vizuálně nejnápadnějším sociálním projevům. Poprvé bylo pozorováno již 11.2. u samic. Celkem bylo za celé studijní období (ad libitum pozorování i fokální pozorování) zaznamenáno 94 agonistických interakcí s účastí samců a 138 agonistických interakcí s účastí samic. Ve většině případů nedošlo k fyzickému zápasu, fyzicky slabší (nebo méně agresivně vyladěný) jedinec obvykle ustoupil. Interakce, které vyvrcholily fyzickým zápasem, tak tvořily 7,1 % všech agonistických interakcí u samců oproti 12,3 % u samic.

Pravděpodobně nejčastější motivací pro agonistické chování byla kompetice o prostor v teráriu, konkrétně o místa vhodná k vyhřívání. Kompetici o prostor byla odhadována jako příčina 79 % agonistických interakcí u samců a 80,3 % u samic. U obou pohlaví však v určitých případech k agonistickému chování docházelo v blízkosti dalšího nezúčastněného jedince (či jedinců) opačného pohlaví. Tyto případy pokrývaly 21,4 % všech agonistických interakcí u samců a 19,7 % u samic.

U obou pohlaví bylo možné sledovat konkrétní jedince s vysokou mírou úspěšnosti v agonistických interakcích. Zároveň byl pozorován nezanedbatelný počet interakcí, kdy jedinec tělesně menší (nižší hmotnosti) dominoval jedinci většímu. U samců se tak dělo v 11,9 % všech případů, u samic ve 27,9 % všech případů. Pokud jsou brány v úvahu pouze interakce, kdy došlo k fyzickému zápasu, pak u samců 33,3 % zápasů skončilo „vítězstvím“ tělesně menšího samce, u samic byl tento poměr ještě podstatně vyšší - 60 %. Ne u všech pozorovaných interakcí bylo možné určit „vítězného“ jedince. Interakce, kdy oba zúčastnění jedinci během konfliktu ztratili zájem a ustoupili vzájemně, byly výrazně častější u samic – 12,3 % případů oproti 2,4 % u samců. Za okamžik se však konflikt mezi stejnými jedinci mohl obnovit a tentokrát již s jednoznačným výsledkem (ústupem jednoho z aktérů) – tato situace byla pozorována v 1 případě u samců, ve 2 případech u samic.

Ve většině případů se vítězem stal jedinec, který byl zároveň iniciátorem (agresorem) v dané interakci. U samců se tak dělo v 98 % případů, u samic v 84 % případů. V určitých případech 1 jedinec v krátkém sledu několika sekund zaútočil na 2 či více jedinců (3 případy u samců, 2 případy u samic), nebo byla pozorována vzájemná agrese více než 2 jedinců. Při této interakci nebylo možné jednoznačně odlišit iniciátora agresivního chování. Tento případ byl zaznamenán pouze jedenkrát u samců.

Od počátku studijního období byl nejagresivnějším a sociálně nejvýše postaveným samec M 3, 4, který byl zároveň tělesně největším. Dne 12.7. byl poprvé zaznamenán jeho ústup před agresivním projevem jiného samce (Z 1, 2, 3, 4). Tento samec pak od tohoto data až do konce studijního období (posledních 7 zaznamenaných agonistických interakcí u samců, poslední zaznamenaná 6.10.) „převzal“ pozici nejagresivnějšího a sociálně nejvýše postaveného samce ve skupině, přestože na rozdíl od svého „předchůdce“ nebyl samcem tělesně největším.

Pomocí Clutton-Brock indexu (Tabulky 6, a, 6 b) bylo možné stanovit jedince s vysokou relativní úspěšností v agonistických interakcích. Všichni samci byli během studijního období pozorováni minimálně při 11 agonistických interakcích, naproti tomu v rámci samic 2 samice nebyly při agonistických interakcích pozorovány vůbec (i přesto, že přežily až do konce studijního období – příčinou tedy nebyl jejich časný úhyn). Byl zjištěn pozitivní vztah mezi aktivitou jedince v signálním chování na jedné straně a jeho aktivitou a úspěšností v agonistických interakcích na straně druhé. Samec s nejvyšší hodnotou Clutton-Brock indexu v rámci samců (1,33) byl zároveň v rámci ad libitum pozorování nejčastěji pozorován při signálním chování (88 případů). Samice s nejvyšší hodnotou Clutton-Brock indexu v rámci samic i v rámci celé chovné skupiny (2,4) měla zároveň v rámci ad libitum pozorování nejvíce záznamů signálního chování ze všech samic (27 případů). Všechny samice s relativně vyššími hodnotami Clutton-Brock indexu (1 a více) byly zároveň minimálně v 1 případě pozorovány při signálním chování.

Tabulka 6 a: hodnoty Clutton-Brock indexu – samci.

jedinec	hodnota Clutton-Brock indexu
M 3,4	1,33
Z 1,2,3,4	1,00
Z 3,4	0,86
Č 1,2,3	0,86

Tabulka 6 b: hodnoty Clutton-Brock indexu – samice.

jedinec	hodnota Clutton-Brock indexu
M 1	1,28
Z 3	0,96
M 3	1,04
Č 3	0,80
M 1,2,3	1,23
Č 1,2	1,69
Z 2	0,69
Z 4	2,40
M 2	1,45
Č 1,2,3,4	0,87
Č 4	0,84
Č 2	0,52
Z 1	0,63
M 1,2	0,75
Z 1,2,3	0,63
Č 1	0,83

Tabulka 6 c: hodnoty Clutton-Brock indexu – intersexuální interakce (♂ - samci, ♀ - samice).

jedinec	Hodnota Clutton-Brock indexu
Z 4 (♀)	1,50
Č 4 (♀)	1,50
Z 1234 (♂)	1,00
M 34 (♂)	1,00

Statistická analýza signálního chování, agonistického chování a jejich vzájemných souvislostí přinesla následující výsledky:

- i) Signální chování bylo významně asociováno s pohlavím – samci signalizovali častěji než samice (dvouvýběrový T-test, $t = 4,28$, $P < 0,0001$).

Hypotézu „**U samců bude signální chování pozorováno častěji než u samic**“ lze na základě našich dat přijmout.

- ii) U samců nebyl zjištěn korelační vztah mezi počtem zaznamenaného signálního chování a hodnotou Clutton-Brock indexu (Pearsonova korelace, $r = 0,82$, $P = 0,18$), zatímco u samic byla zjištěna pozitivní korelace - samice, které častěji signalizovaly, vykazovaly zároveň vyšší hodnotu Clutton-Brock indexu (Pearsonova korelace, $r = 0,52$, $P < 0,05$).

Hypotézu „**Vyšší hodnota Clutton-Brock indexu bude u jedinců obou pohlaví pozitivně korelovat s častějším výskytem signálního chování**“ lze na základě našich dat přijmout pouze u samic.

- iii) U samců nebyl zjištěn korelační vztah mezi počtem agonistických interakcí a hodnotou Clutton-Brock indexu (Pearsonova korelace, $r = 0,82$, $P = 0,19$), zatímco u samic byla zjištěna pozitivní korelace - samice, které se zúčastnily více agonistických interakcí, vykazovaly zároveň vyšší hodnotu Clutton-Brock indexu (Pearsonova korelace, $r = 0,52$, $P < 0,05$).

Hypotézu „**Jedinci, kteří se častěji zúčastní agonistických interakcí, budou zároveň vykazovat vyšší hodnotu Clutton-Brock indexu**“ lze na základě našich dat přijmout pouze v případě samic.

Pozn.: u samců byl v obou analýzách (ii, iii) zjištěn jasný, graficky dobře patrný trend a vysoká hodnota r (míra intenzity vztahu). Statistická nevýznamnost zde byla dána pouze nízkým počtem vzorků v souboru samců.

- iv) U samců nebyl zjištěn korelační vztah mezi četností signálního chování a četností agonistických interakcí (Pearsonova korelace, $r = 0,93$, $P = 0,07$), u samic také ne (Pearsonova korelace, $r = 0,37$, $P = 0,16$).

Pozn.: u samců byl v této analýze (iv) zjištěn jasný, graficky dobře patrný trend a vysoká hodnota r (míra intenzity vztahu). Statistická nevýznamnost zde byla dána pouze nízkým počtem vzorků v souboru samců.

Hypotézu „**Jedinci, kteří častěji projevují signální chování, se zároveň častěji budou účastnit agonistických interakcí**“ nelze na základě našich dat přijmout.

- v) U samců nebyl zjištěn korelační vztah ani mezi procentuálním podílem případů, kdy signální chování vyvolalo agresí vůči signalizujícímu jedinci a hodnotou Clutton-Brock indexu (Pearsonova korelace, $r = -0,04$, $P = 0,96$) ani mezi procentuálním podílem případů, kdy signální chování vyvolalo agresí vůči signalizujícímu jedinci a celkovým počtem zaznamenaného signálního chování (Pearsonova korelace, $r = 0,2$, $P = 0,80$).

Stejně tak u samic nebyl zjištěn korelační vztah ani mezi procentuálním podílem případů, kdy signální chování vyvolalo agresí vůči signalizujícímu jedinci a hodnotou Clutton-Brock indexu (Pearsonova korelace, $r = -0,07$, $P = 0,85$) ani mezi procentuálním podílem případů, kdy signální chování vyvolalo agresí vůči signalizujícímu jedinci a celkovým počtem zaznamenaného signálního chování (Pearsonova korelace, $r = 0,17$, $P = 0,65$).

Hypotézu „**Jedinci, kteří častěji projevují signální chování, budou častěji napadáni ze strany ostatních jedinců bezprostředně po signálním chování**“ nelze na základě našich dat přijmout.

Hypotézu „**Jedinci s vyšší hodnotou Clutton-Brock indexu budou zároveň častěji napadáni po tom, co projeví signální chování**“ nelze na základě našich dat přijmout.

- vi) U samců byl zjištěn pozitivní korelační vztah mezi procentuálním podílem případů, kdy signalizující jedinec bezprostředně po signalizaci projevil agresivní chování a hodnotou Clutton-Brock indexu (Pearsonova korelace, $r = 0,95$, $P < 0,05$). Nebyl však zjištěn korelační vztah mezi procentuálním podílem případů, kdy signalizující jedinec byl bezprostředně po signalizaci agresivní a celkovým

počtem zaznamenaného signálního chování (Pearsonova korelace, $r = 0,80$, $P = 0,20$).

U samic nebyl zjištěn korelační vztah procentuálního podílu případů signálního chování následovaného agresí ani s hodnotou Clutton-Brock indexu (Pearsonova korelace, $r = -0,07$, $P = 0,84$) ani s celkovým počtem zaznamenaného signálního chování (Pearsonova korelace, $r = -0,24$, $P = 0,51$).

Hypotézu „**U jedinců s vyšší hodnotou Clutton-Brock indexu bude zároveň častější výskyt signálního chování bezprostředně následovaného chováním agresivním**“ lze na základě našich dat přijmout pouze v případě samců.

Hypotézu „**U jedinců s častějším výskytem signálního chování bude častější výskyt agresivního chování bezprostředně po chování signálním**“ nelze na základě našich dat přijmout.

Pozn.: u samců byl v obou analýzách (v , vi) zjištěn jasný, graficky dobře patrný trend a vysoká hodnota r (míra intenzity vztahu). Statistická nevýznamnost zde byla dána pouze nízkým počtem vzorků v souboru samců.

Pozn. 2: Samice, u kterých nebylo ani v jediném případě pozorováno signální chování, nebyly do dvou výše uvedených statistických analýz (v , vi) zahrnuty.

Intersexuální agrese nebyla běžná, nicméně existovala (viz tabulka 6 c). Zaznamenáno bylo celkem 9 případů v rámci ad libitum pozorování, přičemž vždy se jednalo o 1 ze 2 konkrétních samců a 1 ze 2 konkrétních samic, tedy celkem o 4 jedince. Ani v jednom případě nedošlo k fyzickému zápasu, přičemž většina interakcí (6) skončila vzájemným ústupem obou zúčastněných jedinců.

V souvislosti se signálním chováním a agonistickými interakcemi byly u samců i samic pozorovány barevné změny. U samců byly pozorovatelné nejvýrazněji v oblasti hrdla, dále hrudi a vnitřní části předních končetin, tedy v tělesných partiích, ve kterých je u tohoto druhu znatelné temně modré sezónní pohlavní zbarvení.

U samic, pro které není modravé zbarvení ventrální strany těla typické, bylo v několika případech v okamžiku signalizace pozorováno temně modře probarvené hrdlo identickým způsobem jako u samců. Toto zbarvení přetrvávalo desítky minut a bylo pozorováno opakovaně v několika dnech. V ojedinělém případě bylo u poražené (ustupující) samice bezprostředně po skončení interakce pozorováno i zmizení červenavého samičího zbarvení skvrn .

V rámci agonistických interakcí byl u samců, kteří z daného konfliktu vyšli jako poražení, pozorován ústup modravého zbarvení a tedy zesvětlení těchto partií. Barevná změna u submisivního samce byla pozorována v 11,9 % všech případech, resp. v 33,3 % interakcí z těch, kdy došlo k fyzickému zápasu.

U sociálně níže postavených samců (minimálně po určitou část jarního období to byli samci Z 1, 2, 3, 4 ; Z 3, 4 a Č 1, 2, 3) bylo nejméně v 5 případech pozorováno odpočívání v blízkosti sociálně nejvýše postaveného samce a několika samic. Subordinátní samec (či samci) zde byl výše postaveným tolerován, pokud neprojevoval signální chování a nevykazoval samčí pohlavní zbarvení ventrální části těla. Dá se říci, že sociálně níže postavení samci svým zbarvením do jisté míry „mimetizovali“ samice.

5.4 Epigamní a reprodukční chování

Kopulačnímu chování mohlo předcházet poměrně složité chování epigamní. V 1 případě byla těsně před úspěšnou kopulací pozorována vizuální „prezentace“ samce před samicí, spojená se signálním chováním v identické formě jako v kontextu hrozby. U samic bylo pozorováno vertikální vyklenutí hřbetu a boční chůze v těsné přítomnosti samce. Toto chování bylo pozorováno ve 4 případech. Ve 3 případech byl zaznamenán taktilní kontakt čenichem, jazykem a předními končetinami samice se samcem, iniciovaný samicí, který lze interpretovat jako výzvu ke kopulaci ze strany samice. V 1 případě byl zaznamenán náznak fyzického napadení přibližujícího se samce samicí, po kterém následovalo vzájemné obíhání a taktilní komunikace. V jiném případě samice se samcem navzájem naznačovali kousání. Ve 2 případech bylo pozorováno krátké pronásledování samce, který nejevil o kopulaci zájem, samicí.

Celkem bylo pozorováno 9 úspěšných kopulací, všechny v období od 15.2. do 10.3. Je však zřejmé, že ke kopulacím docházelo i později během sezóny, vzhledem k pravidelnému nalézání nakladených snůšek a inkubační době vajec kolem 2 měsíců (47 až 57 dní). V 5 případech úspěšné kopulace z celkových 9 nebylo před kopulací u zúčastněných jedinců pozorováno žádné epigamní chování. Ve 2 případech na sebe samice bezprostředně před kopulací „upozornila“ signálním chováním v jeho obvyklé formě (zvedání těla nad podklad).

Zaznamenáno bylo celkem 18 neúspěšných pokusů (iniciovaných samci), které kopulací neskonzily. Příčinou, proč v těchto případech nedošlo ke kopulaci, byl nejčastěji nezájem ze strany samice (příp. 2 samic) a její útěk před samcem (celkem 12 případů). Ve zbylých 6

případech ke kopulaci nedošlo z důvodu náhlé a oboustranné ztráty zájmu obou partnerů, a to i v případech, kdy byla na počátku pozorována aktivní iniciace ze strany samice (4 případy). První neúspěšný pokus o kopulaci byl zaznamenán dne 21.2., poslední v pozdní fázi studijního období dne 6.10. Incidence neúspěšných pokusů byla nerovnoměrná v průběhu roku – 14 případů z 18 (tedy 78 %) bylo zaznamenáno v období od 21.2. do 13.5.

V 1 případě bylo pozorováno, že samec po ukončení kopulačních pohybů samici několik minut přidržoval v sevření. Podobně jako při signálním a agonistickém chování, také v souvislosti s kopulací mohla být pozorována náhlá a krátkodobá barvoměna. Z celkem 9 případů úspěšné kopulace bylo ve 4 případech u kopulující samice zaznamenáno prudké probarvení skvrn na hřbetní straně těla do jasného cihlového až oranžovočerveného odstínu. Po ukončení kopulace zbarvení v této formě přetrvávalo krátce.

Při hrabání nor a kladení vajec bylo pozorováno celkem 13 samic, tj. 72 % všech samic v expozici na počátku studijního období. Celkem bylo zaznamenáno 59 případů tohoto chování (pro všechny samice dohromady, včetně krátkých a náhle přerušovaných pokusů).

Samice hrabaly předními i zadními končetinami (synchronizovaně způsobem levá přední + levá zadní) a postupovaly přední částí těla směrem do nory. Ve dvou případech bylo pozorováno otočení samice v noře o 180 ° (tj. z původní polohy přední částí těla do nory do polohy s hlavou a předními končetinami ven z nory) a sledování okolí. Několikrát bylo pozorováno částečné nebo úplné zahrabání kladoucí samice pod povrch písku (6 případů). Zahrabané samice zůstávaly pod povrchem po celý zbytek pozorování a dle osobního sdělení Velenského mohlo hrabání a kladení trvat několik hodin.

Během studijního období bylo v 6 případech pozorováno zahrabávání nory, indikátor úspěšného kladení. Častěji (nejméně 14 případů) bylo pozorováno náhlé přerušování hrabání nory a vyhledávání jiného místa ke kladení. To se u jednotlivých samic opakovalo i čtyřikrát, než došlo k výběru místa, kde samice (pravděpodobně) úspěšně nakladla. Vzhledem k tomu, že tyto prvotní a následně přerušované pokusy byly většinou krátké, vyhrabané nory byly mělké a nebyly zahrabávány, mohlo se jednat o hrabání „pokusných“ nor (test-nesting behaviour). Ve 4 případech bylo zaznamenáno, že samice přerušila hrabání následkem vyrušení jinou samicí. Ve 2 případech byl pozorován útěk jedné samice od místa hrabání kvůli přímé agresí nově příchozí samice, která pak začala sama hrabat na témže místě. V těchto případech se jednalo o 1 konkrétní samici, která napadala jiné.

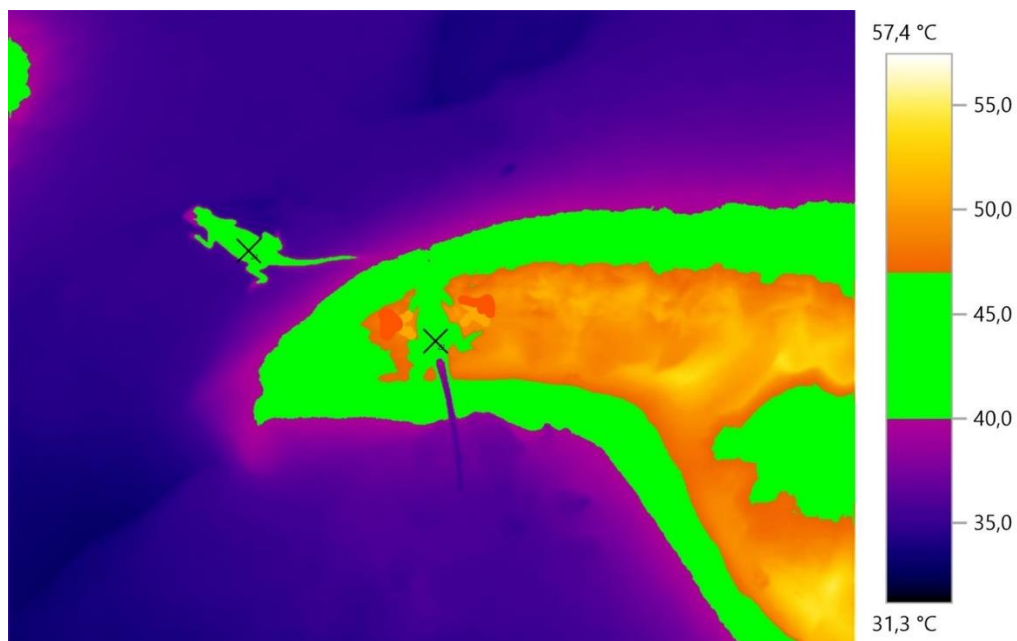
Nejméně v 6 případech bylo zaznamenáno hrabání na zcela nevhodných místech – v chladnějších okrajových částech terária daleko od topných kamenů nebo naopak přímo ploše topného kamene s minimální vrstvou písku. Toto chování bylo asociováno se dvěma konkrétními samicemi. Tyto samice opakovaně hrabaly na místech, která se zdála být nevhodná a kde nebylo pozorováno žádné úspěšné kladení a zahrabávání nory. Hrabání jedné „společné“ nory několika (až 4) samicemi zároveň bylo pozorováno ve 4 případech, vždy v dolní části terária se silnou vrstvou provlhčeného písku a poblíž topného kamene. Nakladené snůšky byly vždy nalézány v prostorově oddělených shlucích (Velenský osobní sdělení).

První hrabání nor bylo zaznamenáno 24.2., poslední pak 29.9., přičemž v období od 23.3. až do konce studijního období 1.12. bylo hrabání zaznamenáno pouze v 8 případech (z celkových 59). Lze říci, že kladení mělo, podobně jako epigamní a kopulační chování, nerovnoměrný výskyt během roku v závislosti na periodicitě reprodukce. Nicméně, hrabání nor bylo navzdory nízké aktivitě většiny jedinců občasné pozorováno i v letním období.

Celkem bylo nalezeno 29 snůšek, a to v období od 8. března do 8. května. Počet vajec ve snůšce se pohyboval mezi 3 až 12. Celkem bylo inkubováno 106 vajec a úspěšně vylíhnuto 98 mlád'at. Vzhledem k frekvenci vyhledávání snůšek 1krát za měsíc a absenci vyhledávání v letních měsících (řízený režim reprodukce) je pravděpodobné, že celkový počet nakladených snůšek za sezónu byl vyšší (Velenský osobní sdělení).

5.5 Výsledky měření termovizní kamerou

Nejchladnější místa v expozici se nacházela na periferii terária, zvláště v jeho levé zadní části u vchodu ze zázemí, mimo dosah svítidel. Nejteplejšími místy byly dle očekávání topné kameny, přesněji jejich centrální části. Nejvyšší teploty byly zaznamenány při letních snímkováních ve dnech 2.7. a 24.8. Absolutně nejvyšší naměřená teplota činila 63,4 °C, nejnižší 22,9 °C. Agamy se běžně vyhřívaly na plochách topných kamenů s teplotou přes 50 °C (viz obr. 14). Na místech, kde v jarním období nejčastěji probíhalo kladení (v okolí topného kamene v dolní části terária) byly při prvním snímkování dne 22.5. naměřeny povrchové teploty kolem 38 °C.



Obr. 12: Termogram zachycující dva jedince agamy stepní při vyhřívání – označené černými křížky. Vpravo rozmezí naměřených teplot a odpovídající barevná škála. Snímek byl pořízen 24.8.2016. Autor snímku: Karel Novák.

6 Diskuse

Pohlavní dimorfismus

Velikostní pohlavní dimorfismus byl ve většině charakteristik vychýlený ve prospěch samců, přičemž větší rozměry samců v tělesné délce odpovídají údajům u volně žijících populací agamy stepní (Bannikov, 1977). U druhů s velikostním pohlavním dimorfismem vychýleným na stranu samců by měla hlavní roli v pohlavním výběru hrát intrasexuální kompetice mezi samci o přístup k samicím (Cox et al., 2003). Podrobné metrické charakteristiky hlavy, zejména poměr délky vůči šířce (Eskandarzadeh et al., 2015), v rámci této studie z časových důvodů měřeny nebyly, avšak při subjektivní analýze morfologie samců byla jasně patrná delší hlava oproti hlavě samic. I tento faktor by měl predikovat fyzickou kompetici a agresivní chování mezi samci (dle Kratochvíl et Frynta, 2002, dokonce lépe než tělesná velikost). U samic průběh růstové křivky délky těla přibližně odpovídal obecně přijímaným poznatkům o růstu tělesné délky u ještěřů a hadů (von Bertalanffyho křivka) (např. Shine et Charnov, 1992). Vzhledem k tomu, že agamy stepní žijí krátce a jedno období letní aktivity pokrývá významnou část jejich života (Velenský osobní sdělení), mohlo být toto jednorocní sledování růstu agam v čase poměrně reprezentativní.

Využívání prostoru v teráriu, vyhřívání

Clemann et al. (2008) uvádějí u agamy stepní generalistické využívání habitatů, což bylo ve shodě s pozorováním i v této prostorově omezené studii – agamy stepní se pohybovaly po celé expozici. Mikrohabitatové preference u jedinců v této studii se měnily během studijního období. Rozhodujícím faktorem zde pravděpodobně byla v souladu s literaturou (Melville et Schulte, 2001, Clemann et al., 2008) teplotní preference, kdy vyhledávání nejvíce vyhřátých míst bylo u agam intenzivnější v relativně chladnějším jarním období než v následujících letních měsících. U agamy perské (*Trapelus ruderatus*) bylo zjištěno vyhýbání se rozpáleným povrchům v poledních hodinách a odpočinek na větvích vegetace (Disi, 1993). Totéž chování bylo pozorováno i v naší studii u agamy stepní a to nejčastěji v měsících červnu a červenci, zatímco v jarním období podstatně méně. Toto chování je u agam pravděpodobně motivováno snahou se ochladit. Barvoměna při vyhřátí se projevovala zesvětlením dorzální části těla, což se shoduje s údaji uváděnými u *Trapelus ruderatus* (Fathinia et Rastegar-Pouyani, 2011). Naproti tomu jedinci s nižší tělesnou teplotou motivovaní snahou se vyhřát vykazovali tmavší zbarvení dorzální strany, zvyšující absorpci tepelného záření – toto zjištění bylo v souladu s literaturou (např. *Pogona vitticeps* - Smith et al., 2016). Jako specificky samičí uvádějí ve shodě

s naším pozorováním cihlový až oranžovočervený odstín hřbetních skvrn u druhu *Trapelus agilis* Eskandarzadeh et al. (2015).

Fyzická kondice a délka života jedinců

Kondice většiny jedinců byla vyhodnocena jako nejlepší během pozdního jara a léta. V tomto období agamy obou pohlaví dosahovaly absolutně i průměrně nejvyšších hodnot v metrických charakteristikách (délka těla, hmotnost) s výjimkou délky těla u samic (nejvyšší hodnota - 8.3.). Letní období bylo zároveň obdobím určitého útlumu pohybu, sociálního chování a reprodukčního chování agam, což poukazuje na souvislost s růstem a kondicí (úspora energie). Vztah mezi investicí energie a živin do tělesného růstu oproti investici do reprodukce je u ještěřů málo prozkoumaný (Pandav et al., 2010). Doughty et Shine (1997) uvádějí, že ještěři s krátkou délkou života, ke kterým patří i agama stepní, jen zřídka hromadí energetické zdroje do odložené reprodukce, jak je známo u některých dlouhověkých druhů. Intenzivnější růst a přibývání na hmotnosti u agamy stepní může být důsledkem periodicity reprodukce během roku. Většina agamovitých vykazuje jasně vymezené reprodukční období (Znari et El Mouden, 1997) - v případě agamy stepní rozmnožující se každoročně ve 2 až 3 cyklech se tak pravděpodobně jedná o kratší interval či intervaly reprodukčního útlumu. Nejdelší zaznamenaná délka života agamy stepní v rámci naší studie činila necelé 4 roky, přičemž obvyklá doba činila kolem 2 až 3 let a studie z volné přírody uvádějí pohlavní dospělost ve 2 letech. U jedinců druhu *Ctenophorus nuchalis* chovaných v lidské péči uvádějí McFadden et Harlow (2007) prodlouženou délku života oproti divoče žijícím jedincům, přičemž hlavní příčinou byl v podstatě neomezený přístup k potravě a nepřítomnost extrémně suchých klimatických podmínek, parazitace, predace a kompetice. V podmínkách naší studie lze konstatovat nízkou kompetici o potravní zdroje a vyšší kompetici o jiné zdroje – o možnost k vyhřívání, k páření a ke kladení vajec.

Signální a agonistické chování

Jedinci obou pohlaví si pro signalizaci vybírali vyvýšená místa v teráriu, což odpovídá poznatkům u jiných agamovitých (např. Bruton, 1977, Radder et al., 2006). Nejběžnějším signálním projevem v rámci naší studie bylo zvedání přední části těla na předních končetinách nad podklad (ang. push-ups). Rychlé kývavé pohyby hlavou (ang. head bobs, head-bobbing) uvádí řada autorů u jiných agamovitých, např. u *Agama atra* (Bruton, 1977) u *Ctenophorus ornatus* (LeBas et Marshall, 2000), u *Lophognathus gilberti* (Thompson et Thompson, 2001) a *Pseudotrapelus sinaitus* (Norfolk et al., 2010) jak v asociaci se zvedáním těla nad podklad,

tak samostatně. V případě agamy stepní v naší studii tyto pohyby pozorovány nebyly. Další motorická schémata popsána u jiných agamovitých, např. vlnivé pohyby ocasu (Bandara, 2012, Patankar et al., 2013), vymrštění ocasu vzhůru (Peters et Ord, 2003), odhalování břišních partií těla (Bruton, 1977) či mávavé pohyby předních končetin vyjadřující submisivitu (Peters et Ord, 2003, Ord et Evans, 2003), rovněž nebyla v rámci naší studie zaznamenána.

Roztahování hrdla (ang. gular extension), resp. vějířovitého útvaru na hrdle podepřeného jazylkovou kostí a přítomného v různé formě téměř u všech agamovitých (Shine, 1990) je uváděno s různou délkou a frekvencí roztažení (např. Radder et al., 2006, Bandara, 2012, Patankar et al., 2013). V případě agamy stepní trvalo ve shodě s výsledky u druhu *Psammophilus dorsalis* (Radder et al., 2006) kolem 1-2 sekund. V naší studii bylo zaznamenáno těsné propojení agresivního vyladění jedince se signálním chováním v kontextu přímé agrese - bezprostředně před zahájením fyzického zápasu v průběhu zápasu měli oba zúčastnění jedinci téměř vždy výstražně roztažené hrdlo. To odpovídá výsledkům předchozích studií - Fathinia et Rastegar-Pouyani (2011) uvádějí toto chování i u druhu *Trapelus ruderatus* v souvislosti s úlekem a připraveností k obraně.

Zvedání těla nad podklad (push-ups) bylo u samců zaznamenáno častěji než u samic. Tento fakt může souviset s tendencí k teritorialitě (Harlow et Taylor, 2000). U obou pohlaví se jednalo o jednoduché motorické schéma, které nebylo doprovázeno jiným pohybem. Radder et al. (2006) uvádějí, že jednoduché „push-ups“ byly v případě indického druhu *Psammophilus dorsalis* téměř vždy nepřímým a neadresným signálním projevem v situacích, kdy v okruhu 10 m od signalizujícího jedince nebyl jiný jedinec. Panov et Zykova (1986) zaznamenali u samců divoce žijící populace agamy stepní periodicky se opakující série zvedání těla, aniž by se poblíž nacházel jakýkoliv sociální stimul. Totéž zjištění přinesla i naše studie. Signální chování ve formě zvedání těla bylo u samců pozorováno také při pronásledování a kontaktování samice předtím, než se samec pokusil o kopulaci. Podobnou formu signálního chování použitou samcem ve dvou rozdílných situacích (hrozba vs. námluvy) uvádí u např. druhu *Agama atra* Bruton (1977). Je pravděpodobné, že zvedání těla nad podklad u agamy stepní představuje málo specifický vzorec chování, který se vyskytuje v identické formě v různých situacích, ačkoliv primárně by měl být spojen s manifestací vlastníka teritoria a hrozbou.

Pohyb agam po teráriu byl často motivován snahou získat přístup ke zdrojům tepla a k reprodukci. Mechanismem vzájemné kompetice bylo u obou pohlaví agonistické chování. Některé z předchozích studií agresivní chování ze strany samic nezaznamenaly vůbec

(Thompson et Thompson, 2001, Panov et al., 2004). Jiné studie jej uvádějí ve shodě s našimi poznatky v souvislosti s celkovou stimulací organismu v období reprodukce (Bruton, 1977) a v souvislosti s kompeticí o partnery či vhodná místa pro hloubení nor a kladení (Stuart-Smith et al., 2007). U samic byla zjištěna pozitivní korelace mezi frekvencí signálního chování a četností agonistických interakcí, kterých se jedinec zúčastnil, stejně jako mezi frekvencí signálního chování a relativní úspěšností jedince v agonistických interakcích (Clutton-Brock index). U samců neměl tento vztah statistickou významnost z důvodu nízkého počtu samců v souboru, ovšem i zde byl patrný trend pozitivní korelace. Lze konstatovat, že signalizace byla u obou pohlaví pozorována častěji u jedinců, kteří získali vyšší sociální status díky agresivitě a úspěšnosti v agonistických interakcích (vzhledem k tomu, že ve většině interakcí zvítězil iniciátor). Celková frekvence signálního chování a celková frekvence agonistického chování však navzájem nesouvisely ani u jednoho pohlaví. Souvislost mezi signálním chováním spojeným s okamžitou agresivitou signalizujícího jedince a hodnotou Clutton-Brock indexu byla prokázána pouze u samců. Souvislost mezi signálním chováním spojeným s okamžitou agresivitou signalizujícího jedince a celkovým množstvím signálního chování nebyla prokázána ani u jednoho pohlaví. Zvýšená agrese vůči signalizujícímu jedinci rovněž nebyla prokázána ani u jednoho pohlaví.

Samotný fyzický zápas měl formu vzájemného obíhání, těsného fyzického kontaktu obvykle bočními stranami těla a kousání do různých tělesných partií. Skutečnost, že většina pozorovaných agonistických interakcí neměla charakter fyzického zápasu a byla ukončena útekem jednoho ze zúčastněných jedinců, který reagoval na signální projev druhého jedince, koresponduje s předchozími poznatky. Většina intraspecifických konfliktů u agamovitých je vyřešena použitím signálních projevů aniž by vyústila do energeticky náročného a riskantního fyzického zápasu (Ord et Evans, 2003). Agonistické interakce, které neskončily útekem jednoho ze zúčastněných jedinců, se v této studii zřídka vyskytovaly u obou pohlaví. Oba jedinci na sebe zaútočili vzájemně a po krátkém střetnutí, které nepřerostlo v zápas, se opět rozběhli od sebe. Tyto „bezvýsledné“ střety byly pravděpodobně motivovány snahou vzájemně odhadnout svou sílu - totéž uvádějí u druhu *Otocryptis wiegmanni* ze Srí Lanky Karunarthna et Amarasinghe (2008).

V rámci naší studie byl vítězem většiny agonistických interakcí v období od února do července sociálně nejvýše postavený samec, který byl zároveň tělesně největším. Později během studijního období se stal nejúspěšnějším samcem jedinec, který tělesně největším nebyl. Umbers et al. (2012) uvádějí u samců australského druhu *Ctenophorus decresii* tři faktory,

ovlivňující výsledek fyzického zápasu: tělesnou velikost, status vlastníka teritoria a status iniciátora daného konfliktu. Tělesně větší samci častěji vítězili jen za předpokladu, že ani jeden ze zúčastněných jedinců nebyl vlastníkem teritoria. Status vlastníka teritoria a tělesná velikost měly větší vliv na výsledek konfliktu než to, který jedinec byl jeho iniciátorem. V případě naší studie nemusí být pojem „teritoriální chování“ vhodný – sociálně nejvýše postavení samci se pohybovali po celé expozici a samce sociálně níže postavené často pronásledovali do periferních částí terária, případně tito samci na periferii sami ustupovali na základě varovné signalizace. Sociálně níže postavení samci však rovněž projevovali tendenci k signálnímu chování na vyvýšených místech. Zdá se, že populační hustota agam v podmínkách terarijního chovu samcům neumožnila vytváření teritorií v pravém slova smyslu.

Agonistické interakce, které eskalovaly do fyzického zápasu, byly u samic běžnější než u samců. Tuto skutečnost je nutné konfrontovat s velikostním sexuálním dimorfismem vychýleným ve prospěch samců. Dle tohoto parametru by mělo k přímé fyzické konfrontaci docházet především mezi samci. V rámci agamovitých bylo agonistické chování mezi samicemi podrobněji zkoumáno u australského druhu *Rankinia diemensis* (Stuart-Smith et al., 2007). Autoři uvádějí, že tělesně výrazně větší samice častěji napadaly samice výrazně menší, agresivita tedy souvisela s tělesnou velikostí. V naší studii byl zaznamenán nezanedbatelný výskyt fyzických zápasů, které byly iniciovány tělesně menší samicí a zároveň skončily vítězstvím této samice. Agresivita samice tak byla pravděpodobně nejvýznamnějším faktorem ovlivňujícím výsledek zápasu bez vazby k tělesné velikosti. Motivací ke konfliktům byly dle Stuart-Smith et al. (2007) pravděpodobně jak potenciální partneři, tak vhodná místa ke kladení. V naší studii mohl být motivací k intrasexuální agresii u samic vedle blízkosti samců a míst k hloubení nor také přístup k nejvíce vyhřívaným místům. Vzhledem k faktu, že samice koexistovaly v poměrně velké hustotě na omezeném prostoru, je každodenní kompetice o tyto zdroje pochopitelná.

Při hloubení nor a kladení vajec byla u samic zjištěna preference pro konkrétní místo v teráriu. Jednalo se o prostor přibližně půlměsíčitého tvaru kolem topného kamene v dolní části terária. Toto místo vykazovalo vysokou teplotou písku v okolí topného kamene a zároveň vysokou vlhkost díky charakteru podkladu v teráriu (drenážované nádrže), což u samic mohlo být faktorem výběru. Opakované hrabání na různých místech podporovalo předpoklad „pokusných nor“. Hrabání na zcela nevhodných místech, např. přímo na topném kameni bez dostatečné vrstvy písku mohlo svědčit o instinktivním, hormonálně podmíněném mechanismu hloubení nor. Hrabání nor ve větší vzdálenosti od topných míst nebo na místech se slabou vrstvou písku

mohlo být také důsledkem sociálního tlaku - vytlačení sociálně méně průbojných samic agresivnějšími samicemi na periferii.

U samic *Trapelus agilis* (Bhatnagar et al., 2012) bylo v přirozeném prostředí zjištěno hloubení dlouhodobých nor, které byly hloubeny v první reprodukční sezóně dané samice a ke kladení vajec zde docházelo v následující sezóně. V případě příbuzné agamy stepní mohou být ekologické nároky velmi podobné. V podmínkách terarijního chovu, které hloubení dlouhodobých nor neumožňují, může být absence těchto úkrytů a možnosti projevit tento typ chování významným faktorem sociálního stresu mezi samicemi. Tento předpoklad může být klíčový pro pochopení etologie agamy stepní v podmínkách Zoo, nicméně v rámci naší studie nebylo možné jej testovat.

Vzhledem ke společnému původu chovné skupiny ze zakladatelské generace, která byla do Zoo Praha dovezena z přírody, je na místě uvažovat o možném příbuzenském výběru. Tato skutečnost by mohla ovlivnit vzájemnou kompetici a zmírňovat agresivitu vůči příbuzným jedincům. Ammanna et al. (2013) nicméně u mláďat indické populace druhu *Calotes versicolor* zaznamenali vnitrodruhové agresivní chování (hrozbu) vůči neznámým sousedům bez ohledu na to, zda se jednalo o sourozence. Rozhodujícím faktorem tlumícím agresivitu zde byla vzájemná známost mezi jedinci (která po jejich separaci nepřetržovala déle než 30 dní), nikoliv genetická příbuznost. V případě naší studie mohla být poněkud nižší agresivita mezi samci oproti samicím dána nízkým počtem samců a tedy vzájemnou známostí či schopností sociálně níže postavených samců do jisté míry „napodobovat“ samice a tak se vyhýbat agresi ze strany samce nejvýše postaveného.

Bhatnagar et al. (2012) u druhu *Trapelus agilis* uvádějí pohlavně specifický adaptivní význam ventrálního samčího zbarvení. Samcům, kteří na rozdíl od samic nehloubí nory a neukrývají se v nich, by rychlá barvoměna měla napomáhat při krypsí a úniku před predátory. Eskandarzadeh et al., (2015) uvádí u samců *T. agilis* výraznou manifestaci modravého zbarvení v okamžiku, kdy byli pronásledováni. Nicméně, význam ventrálního zbarvení u agamovitých spočívá spíše v intraspecifické signalizaci, zatímco s krypsí je více spojeno zbarvení dorzální strany těla (např. LeBas et Marshall, 2000, Stuart-Fox et Ord, 2004). V naší studii byla evidentní souvislost barvoměny ventrální strany těla samců s agonistickými interakcemi – samci, kteří měli před zahájením interakce zbarvenou ventrální část těla a po následné interakci (buď na základě hrozby „vítězného“ samce, nebo po fyzickém zápase) ustoupili, v některých případech zbarvení hrdla ztratili. U samců *Pseudotrapelus sinaitus* Norfolk et al. (2010) na základě testu pomocí

pojízdného modře nabarveného modelu zjistili, že samec na tuto „hrozbu“ ve svém teritoriu reagoval submisivním postojem s ohnutým hřbetem a ztrátou modrého zbarvení hrdla. Ztráta zbarvení souvisejícího s dominancí tak může představovat mechanismus, kterým se samec snaží předejít další agresii.

Manifestace téhož zbarvení u samic, která byla v naší studii opakovaně zaznamenána, byla zjištěna u druhu *T.ruderatus* (Fathinia et Rastegar-Pouyani, 2011) v souvislosti s defenzivním chováním při vyrušení. I v případě naší studie byla patrná souvislost se signalizací a agresivním vyladěním samice – toto zbarvení bylo pozorováno jen u několika samic a to zejména při signalizaci a agonistických interakcích. Přestože v naší studii bylo pozorování zaměřeno pouze na zbarvení pro lidské oko viditelné, nelze opomenout, že zrakové buňky řady druhů plazů mají oproti lidským větší citlivost vůči krátkovlnnému spektru světelného záření včetně UV spektra (Honkavaara et al., 2002). V předchozích studiích byla za použití spektrofotometrie zjištěna preference samců pro samice s vyšší vybarveností hrdla v UV spektru (UV- ornamentací) u australského druhu *Ctenophorus ornatus* (LeBas et Marshall, 2000). Tento faktor může hrát roli i v pohlavním výběru u agamy stepní.

Zbarvení typické pro samice lze chápat jako projev receptivity k páření a jako objekt samčího pohlavního výběru (LeBas et Marshall, 2000). Barvoměna skvrn na dorzální strany těla v případě samic agamy stepní pravděpodobně souvisela s intersexuální signalizací. Všechny samice, které byly během studijního období pozorovány při páření, projevovaly epigamní chování s „výzvou“ potenciálnímu partnerovi nebo se přinejmenším staly objektem zájmu samců, měly na dorzální straně těla alespoň do určité míry patrný červenavý odstín skvrn na světlejším podkladě (zbarvení, které bylo též pozorováno u vyhrátých samic). Důležitost barevných změn dorzální strany těla pro sociální život agam potvrzují u agamy vousaté (*Pogona vitticeps*) Smith et al. (2016), kteří uvádějí možný konflikt mezi sociálním významem zbarvení a jeho významem pro termoregulaci. Dle Stuart-Fox et Ord (2004) je primárním faktorem ovlivňujícím dichromatismus exponovaných partií těla a celkovou úroveň ornamentace přírodní výběr, zatímco dichromatismus méně exponovaných partií těla je primárně ovlivněn pohlavním výběrem. Neexistuje však jednoznačná dichotomie mezi dorzálním zbarvením na jedné straně, ovlivněným jak termoregulací, tak krypsí a ventrálním zbarvením na straně druhé, ovlivněným výhradně signalizací – obojí je vzájemně propojeno (Smith et al., 2016), což naznačují i výsledky naší studie.

U agamy stepní může existovat souvislost mezi sexuálním dichromatismem a poměrně jednoduchou škálou signálních projevů. V rámci agamovitých uvádějí Stuart-Fox et Ord (2004) méně výrazný sexuální dichromatismus u druhů obývajících otevřenou krajinu, ke kterým patří i agama stepní. Motoricky složitější signální projevy byly zaznamenány zejména (nikoliv výhradně) u druhů, které jsou výrazně sexuálně dichromatické a zároveň obývají spíše lesní a křovinaté habitaty (např. Ord et Evans, 2003, Bandara, 2012), nebo jsou převážně saxikolní (Bruton, 1977, Znari et El Mouden, 1997). Méně sexuálně dichromatické zbarvení a užší spektrum signálních projevů tak u agamy stepní může být spojeno s adaptací na život v otevřené krajině a s mechanismy pohlavního výběru, které nevyžadují výraznější sexuální dichromatismus ani složitější signální chování. Signální chování samců může být ovlivněno intenzitou velikostního pohlavního dimorfismu. Ping Chen et al. (2012) zjistili u ještěřů v rámci podřádu Iguania obecný korelační vztah mezi vyšší komplexitou samčí signalizace a velikostním pohlavním dimorfismem více vychýleným ve prospěch samců. Naše studie naznačuje platnost tohoto poznatku i pro agamu stepní vzhledem ke zjištění, že mezipohlavní velikostní rozdíl a komplexita signálního chování byly ve studované skupině agamy stepní poměrně nízké, přičemž signální chování u samců bylo méně variabilní než u samic.

Sexuální chování

Nejvýznamnější motivací k hrozbě vůči jiným samcům a k intrasexuální agresivitě bylo pro samce získání přístupu k samicím a páření (Shine, 1990). Pozice sociálně nejvýše postaveného samce ve skupině však v naší studii nevedla k monopolizaci receptivních samic a preference samic pro sociálně nejvýše postaveného samce nebyla jednoznačná. Pouze jedna polovina pozorovaných úspěšných kopulací se odehrála se sociálně nejvýše postaveným samcem. Ostatní samci se snažili využít příležitostí, kdy sociálně nejvýše postavený samec byl zaměstnán signalizací, odpočíval nebo se krmil. Strategie rychlých pokusů o kopulaci byla v několika případech úspěšná. Samice měly tendenci se shlukovat poblíž „svého“ samce, což nemusel být vždy samec sociálně nejvýše postavený. V jarním období byly pravidelně pozorovány dvě oddělené agregace jedinců poblíž vyhřívaných míst, obvykle se samcem uprostřed a několika samicemi v jeho blízkosti. U samic byly pozorovány konflikty o prostor v těsné blízkosti samce.

Sociální struktura chovné skupiny

Z celkem 4 samců, kteří byli během sezóny pozorováni, se 2 podařilo ve vzájemných interakcích získat sociálně nejvyšší postavení (tj. samce fyzicky nejsilnějšího, nejúspěšnějšího

v agonistických interakcích mezi samci a nejčastěji projevujícího signální chování). Také u samic bylo možné po celou sezónu pozorovat přibližně 4 sociálně výše postavené samice, které měly tendenci usurpovat si nejvhodnější místa pro vyhřívání a hrabání nor a také přítomnost samců. V určité fázi jarního období (počátek dubna) bylo u většiny jedinců pozorováno stahování do horních partií expozice a vyhýbání se topnému kameni v dolní části terária, kde se většinu času zdržovali sociálně nejvýše postavený samec a samice. Absence větší agregace jedinců na tomto místě tak mohla být spíše než teplotními podmínkami způsobena sociálním tlakem ze strany nejvýše postavených jedinců. Lze konstatovat, že jedinci pomocí signálního a agonistického chování vytvářeli hierarchické vztahy (Bruton, 1977). Tato hierarchie pravděpodobně byla především intrasexuální vzhledem k tomu, že intersexuální agonistické interakce byly vzácné, a odehrávaly se v naprosté většině případů jen mezi nejvýše postaveným samcem a nejvýše postavenou samicí. Podmínky terária, byť prostorného, dle Hunsaker et Burrage (1969) mohou u chovaných ještěrů znemožnit existenci teritoriálního chování v pravém slova smyslu a chovná skupina tak vlivem populačního tlaku a prostorového omezení přechází na sociálně-hierarchický systém, kde jsou nejvýše postavení tzv. despotičtí jedinci. Výsledky naší studie toto zjištění podporují. Vzhledem k nepublikovaným informacím z terénního výzkumu agamy stepní v jejím přirozeném prostředí, uvádějícím poměrně nízkou hustotu pozorování těchto ještěrů (Velenský nepublikovaná data) je pravděpodobné, že v podmínkách terarijního chovu jsou agamy stepní nepřírozeně agregovány na malém prostoru a vystaveny silnému sociálnímu tlaku.

7 Závěr a výhled do budoucna

Studie v rámci této diplomové práce potvrdila význam signálního a agonistického chování v sociálním životě agamy stepní. Signální chování agamy stepní se v případě samců ukázalo jako jednodušší oproti samicím. Některé signální a agonistické projevy byly navzájem s různou intenzitou korelovány. Aktivita v signálním chování a v chování agonistickém však spolu bezprostředně nesouvisely. Signální a agonistické projevy společně tvořily základ sociální hierarchie, která se zdála být do jisté míry pohlavně oddělená. Postavení konkrétních jedinců v této hierarchii bylo obtížné určit s výjimkou jedinců nejaktivnějších a nejagresivnějších, kteří přednostně získávali přístup k vyhřívaným místům, partnerům a v případě samic vhodným místům ke kladení. Tito jedinci byli v societě kompetičně nejsilnější a lze je definovat jako jedince despoticke. Z častého výskytu signálního chování spojeného s hrozbou a agonistických interakcí lze zejména u samic usuzovat na přítomnost stresu, který může být podmíněn agregací jedinců na malém prostoru.

Vzhledem k deskriptivně-etologickému a dle dostupné literatury bezprecedentnímu charakteru této studie je třeba dalšího výzkumu biologie agamy stepní a příbuzných druhů v podmínkách chovu v lidské péči. Statistická analýza stávajících dat může být doplněna testováním dvou zbývajících hypotéz o vztahu signalizace a agonistického chování s životností agam v závislosti na úhyn zbývajících jedinců ze sledovaného skupiny. Do budoucna by bylo vhodné nadále využívat metody ad libitum sampling a metodu focal-animal sampling aplikovat po delší časový úsek na náhodném výběru jedinců pro zvýšení reprezentativnosti výsledků. Vhodné by byly též manipulační experimenty s jedinci v zázemí, ve zjednodušeném prostředí a s využitím např. uměle vytvořených modelů agam pro výzkum reakcí studovaných jedinců. Podrobnější analýzu by si zasloužilo také potravní chování a jeho vliv na fyzickou kondici a reprodukci agam, pro který v této studii nebyl prostor. Analýza reprodukce agamy stepní vzhledem k poměrně značné fertilitě druhu a zjištěné teplotní determinaci pohlaví (Velenský nepublikovaná data) by rovněž mohla poskytnout cenné informace pro srovnání s jinými zástupci agamovitých a zobecnění této problematiky.

8 Seznam použité literatury

Adolph, S. C., Porter, W. P. 1993. Temperature, activity and lizard life histories. *The American Naturalist*. 142 (2). 273-295.

Aghili, H., Rastegar-Pouyani, N., Rajabizadeh, M., Gholi Kami, H., Kiabi, B. H. 2010. Sexual dimorphism in *Laudakia erythrogastra* (Sauria: Agamidae) from Khorasan Razavi province, Northeastern Iran. *Russian Journal of Herpetology*. 17 (1). 51 – 58.

Altmann, J. 1974. Observational study of Behavior: Sampling Methods. *Behaviour*. 49 (3/4). 227-267.

Ammanna, V. H. F., Saidapur, S. K., Shanbhag, B. A., 2013. Absence of kin discrimination in the hatchlings of a lizard, *Calotes versicolor* (Agamidae). *Animal Biology*. 63. 47-58.

Ananjeva, N. B., Guo, X., Wang, Y. 2011. Taxonomic Diversity of Agamid Lizards (Reptilia, Sauria, Acrodonta, Agamidae) from China: a comparative analysis. *Asian Herpetological Research*. 2 (3). 117 – 128.

Ananjeva, N. B., Tsaruk, O. J. 1987. The taxonomic status of the steppe agama, *Trapelus sanguinolentus* in the Precaucasus. In: Macey, J. R., Ananjeva, N. B. 2004. Genetic variation among agamid lizards of the *Trapelus agilis* complex in the caspian-aral basin. eScholarship. University of California. 1-13.

Angilletta, M. J., Sears, W. M., Pringle, R. M. 2009. Spatial dynamics of nesting behavior: lizard shifts microhabitats to construct nests with beneficial thermal properties. *Ecology*. 90 (10). 2933 – 2939.

Bandara, I. N. 2012. Territorial and site fidelity behaviour of *Lyrriocephalus scutatus* (Agamidae: Draconinae) in Sri Lanka. *Amphibian and Reptile Conservation*. 5 (2). 101–113.

Bannikov, A. G. E. 1977. *Opredelitel' Zemnobodnykh i Presmykaiushchikhsia fauny SSSR*. Prosveshchenie.

Bennett, A. F. 1980. The thermal dependence of lizard behaviour. *Animal Behaviour*. 28. 752 – 762.

Bennett, D. Expedition Field Techniques – Reptiles and Amphibians. Geography Outdoors: the centre supporting field research, exploration and outdoor learning. London. 1999. 94 s.

Bhatnagar, Ch., Sunder Meena, S., Narayan Pandey, V. 2012. Habitat preference of *Trapelus agilis* (Olivier) in Thar desert of Jaisalmer, India. Russian Journal of Herpetology. 19 (3). 207-211.

Bruton, N. M. 1977. Feeding, Social Behaviour and temperature preferences in *Agama atra* Daudin (Reptilia, Agamidae). Zoologica Africana. 12 (1). 183-199.

Bull, M. C. 2000: Monogamy in lizards. Behavioural Processes. 51. 7-20.

Clemann, N., Melville, J., Ananjeva, N. B., Scroggie, M. P., Milto, K., Kreuzberg, E. 2008. Microhabitat occupation and functional morphology of four species of sympatric agamid lizards in the Kyzylkum Desert, central Uzbekistan. Animal Biodiversity and Conservation. 31 (2). 51-62.

Clutton-Brock, T. H., Albon, S. D., Gibson, R. M., Guinness, F. E. 1979. The logical stag: adaptive aspects of fighting in red deer (*Cervus elaphus* L.). Animal Behaviour. 27. 211 – 225.

Cox, C. R., LeBoeuf, B. J. 1977. Female initiation of male competition: a mechanism in sexual selection in: Westneat, D. F., 1987. Extra-pair copulations in a predominantly monogamous bird: observations of behaviour. Animal Behaviour. 35. 865 – 876.

Cox, R. M., Skelly, S. L., John-Alder, H. B. 2003. A comparative test of adaptive hypotheses for sexual size dimorphism in lizards. Evolution. 57 (7). 1653-1669.

Disi, A. M., 2011. Review of the lizard fauna of Jordan. Zoology in the Middle East, Supplementum. 3. 89-102.

Doughty, P., Shine, R., 1997. Detecting life-history trade-offs: measuring energy stores in „capital“ breeders reveals cost of reproduction. Oecologia. 110. 508 -513.

Dungel, J., Řehák, Z. Atlas ryb, obojživelníků a plazů České a Slovenské republiky. Academia. Praha. 2005. 162 s. ISBN: 80-200-1282-6.

Ejere, V. Ch., Adegoke, J. A. 2005. Seasonal testicular histology and reproductive cycle of the rainbow lizard, *Agama agama agama* L (Agamidae, Reptilia) in Ile-Ife, South Western Nigeria. *Animal Research International*. 2 (3). 393 - 398.

Eskandarzadeh, N., Rastegar-Pouyani, N., Rastegar-Pouyani, E., Zinati, L. 2015. Sexual dimorphism in *Trapelus agilis agilis* (Olivier, 1807) (Sauria: Agamidae) from Tabas region, Northeastern Iran. *Russian Journal of Herpetology*. 22 (2). 123-127.

Espinoza, R. E., Wiens, J. J., Tracy, R. C. 2004. Recurrent evolution of herbivory in small, cold-climate lizards: breaking the ecophysiological rules of reptilian herbivory. *PNAS*. 101 (48). 16819 – 16824.

Fathinia, B., Rastegar-Pouyani, N. 2011. Sexual dimorphism in *Trapelus ruderatus ruderatus* (Sauria: Agamidae) with notes on the natural history. *Amphibian and Reptile Conservation*. 5 (1). 15-22.

Fitzsimons, V. F. M. 1943. The lizards of South Africa. *Transvaal Museum Mem.* 1. 1 – 528.

Fragaszy, D. M., Boinski, S., Whipple, J. 1992. Behavioral Sampling in the field: comparison of individual and group sampling methods. *American Journal of Primatology*. 26. 259 – 275.

Franck, D. *Etologie*. Karolinum. Praha. 1996. 323 s. ISBN: 80-7066-878-4.

Frankenberg, E., Werner, Y. L. 1992. Vocal communication in reptilia – facts and questions. *Acta Zoologica Illinoana*. 41. 45 – 62.

Garrick, D. 2008. Body surface temperature and length in relation to the thermal biology of lizards. *Bioscience Horizons*. 1 (2). 136-142.

Harlow, P. S., Taylor, J. E. 2000. Reproductive ecology of the jacky dragon (*Amphibolurus muricatus*): an agamid lizard with temperature-dependent sex determination. *Australian Ecology*. 25. 640-652.

- Hawlana, D., Pérez-Mellado, V. 2009. Change your diet or die: predator-induced shifts in insectivorous lizard feeding ecology. *Oecologia*. 161. 411 – 419.
- Hiranya Sudasinghe, B. S. A. T., Tharaka Kusuminda, T. G. 2013. Ovipositional behaviour of *Otycryptis wiegmanni* (Reptilia: Agamidae: Draconinae). *Herpetropicos*. 9 (1 – 2). 47-53.
- Honkavaara, J., Koivula, M., Korpimäki, E., Siitari, H., Viitala, J. 2002. Ultraviolet Vision and foraging in terrestrial vertebrates. *Oikos*. 98. 505-511.
- Huey, B. R., Bennett, A. F., John-Alder, H., Nagy, K. A. 1984. Locomotor capacity and foraging behaviour of Kalahari lacertid lizards. *Animal Behaviour*. 32 (1). 41-50.
- Husak, J. F., Fox, S. F. 2003. Adult male collared lizards, *Crotaphytus collaris*, increase aggression towards displaced neighbours. *Animal Behaviour*. 65. 391 – 395.
- Ibrahim, A. A. 2001. The reptile community of the Zaranik Protected area, North Sinai, Egypt with special reference to their ecology and conservation. Proceedings of the First International Conference of the Egyptian British Biological Society. *Egyptian Journal of Natural History*. 3. 81-92.
- Ito, R., Mori, A. 2010. Vigilance against predators induced by eavesdropping on heterospecific alarm calls in a non-vocal lizard *Oplurus cuvieri cuvieri* (Reptilia: Iguania). *Proceedings of the Royal Society B*. 277. 1275 – 1280.
- James, C., Shine, R. 1988. Life-history strategies of Australian lizards: a comparison between the tropics and the temperate zone. *Oecologia*. 75. 307-316.
- Janzen, F. J., Krenz, J. G. 2004. Phylogenetics: Which was first, TSD or GSD? In: Valenzuela, N., Lance, V. A. Temperature dependent sex determination in vertebrates. Smithsonian Institution. Washington. 2004.
- Kamath, A. 2016. Variation in Display Behaviour, ornament morphology, sexual size dimorphism and habitat structure in the Fan-throated lizard (*Sitana*, Agamidae). *Journal of Herpetology*. 50 (3). 394 – 403.

- Karunaratna Surajan, D. M. S., Thasun Amarasinghe, A. A. 2008. Notes on the territorial behaviour of *Otocryptis wiegmanni* (Wagler, 1830) (Reptilia: Agamidae: Draconinae). *Herpetotropicos*. 4 (2). 79-83.
- Kratochvíl, L., Fokt, M., Reháč, I., Frynta, D. 2003. Misinterpretation of character scaling: a tale of sexual dimorphism in body shape of common lizards. *Canadian Journal of Zoology*. 81. 1112-1117.
- Krvavac, M., Bopage, M., Wewalwala, K., Bjelic-Cabrilo, O., Popovic, E., Jovanovic, O. 2015. Reproductive behavior of the vulnerable rough nose horned lizard, *Ceratophora aspera* (Sauria: Agamidae) from Sri Lanka. *Russian Journal of Herpetology*. 22 (2). 145 – 148.
- Kratochvíl, L., Frynta, D., 2002. Body size, male combat and the evolution of sexual dimorphism in eublepharid geckos (Squamata: Eublepharidae). *Biological Journal of the Linnean Society*. 76. 303-314.
- Langkilde, T., Boronow, K. E. 2012. Hot Boys are Blue: Temperature-dependent color change in male eastern fence lizards. *Journal of Herpetology*. 46 (4). 461 – 465.
- Langkilde, T., Shine, R. 2004. Competing for crevices: interspecific conflict influences retreat-site selection in montane lizards. *Oecologia*. 140. 684-691.
- Laštůvka, Z. a kol. Zoologie pro zemědělce a lesníky. Konvoj. Brno. 2004. 264 s. ISBN 8073020653.
- Leal, M., Fleishman, L. J. 2002. Evidence for habitat partitioning based on adaptation to environmental light in a pair of sympatric lizard species. *Proceedings of the Royal Society B*. 269. 351 – 359.
- LeBas, N. R., Marshall, N. J., 2000. The role of colour in signalling and male choice in the agamid lizard *Ctenophorus ornatus*. *Proceedings of the Royal Society B*. 267. 445-452.
- López, P., Martín, J. 2001. Fighting rules and rival recognition reduce costs of aggression in male lizards, *Podarcis hispanica*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 49. 111-116.

Losos, J. B. 2008. Phylogenetic niche conservatism, phylogenetic signal and the relationship between phylogenetic relatedness and ecological similarity among species. *Ecology Letters*. 11 (10). 995 – 1003.

Macedonia, J. M., Clark, D. L. 2001. Headbob display analysis of the Grand Cayman anole, *Anolis conspersus*. *Journal of Herpetology*. 35. 300 – 310.

Mann, J. 1999. Behavioral sampling methods for cetaceans: a review and critique. *Marine Mammal Science*. 15 (1). 102 – 122.

Martín, J., Forsman, A. 1999. Social costs and development of nuptial coloration in male *Psammophilus algirus* lizards: an experiment. *Behavioral Ecology*. 10 (4). 396 – 400.

Mason, R. T., Parker, M. R. 2010. Social behavior and pheromonal communication in reptiles. *Journal of Comparative Physiology A*. 196. 729-749.

McBrayer, L. D., Reilly, S. M. 2002. Testing amniote models of prey transport kinematics: a quantitative analysis of mouth opening patterns in lizards. *Zoology*. 105. 71 – 81.

McFadden, M., Harlow, P. S. 2007. Captive reproduction and longevity in tawny crevice (*Ctenophorus decresii*) and central netted dragons (*C. nuchalis*). *Herpetofauna*. 37 (1). 22-26.

Melville, J., Harmon, L. J., Losos, J. B. 2006. Intercontinental community convergence of ecology and morphology in desert lizards. *Proceedings of the Royal Society B*. 273. 557-563.

Melville, J., Schulte, J. A. 2001. Correlates of active body temperatures and microhabitat occupation in nine species of central Australian agamid lizards. *Australian Ecology*. 26. 660-669.

Norfolk, O., Melotte, A., Gilbert, F., Zalat, S., Reader, T. 2010. A comparative study of two agamid lizards, *Laudakia stellio* and *Pseudotrapelus sinaitus*, in southern Sinai. *Egyptian Journal of Biology*. 12. 27-43.

O'Connor, D., Shine, R. 2003. Lizards in „nuclear families“: a novel reptilian social system in *Egernia saxatilis* (Scincidae). *Molecular Ecology*. 2003 (12). 743-752.

- Olsson, M. 1994. Nuptial coloration in the sand lizard, *Lacerta agilis*: an intra-sexually selected cue to fighting ability. *Animal Behaviour*. 48. 607-613.
- Olsson, M., Madsen, T. 1995. Female choice on male quantitative traits – why is it so rare? *Behavioural Ecology and Sociobiology*. 36. 179-184.
- Olsson, M., Madsen, T. 1998. Sexual selection and sperm competition in reptiles. *Sperm Competition and Sexual Selection* In: Birkhead, T. R., Miller, A. P. (eds.). *Sperm Competition and Sexual Selection*. Academic Press. Canberra. 1998. p. 700. ISBN: 0-12-100543-7.
- Ord, T. J., Blumstein, D. T., Evans C. S. 2001. Intrasexual selection predicts the evolution of signal complexity in lizards. *Proceedings of the Royal Society B*. 268. 737-744.
- Ord, T. J., Evans, C. S. 2003. Display rate and opponent assessment in the jacky dragon (*Amphibolurus muricatus*): an experimental analysis. *Behaviour*. 140. 1495-1508.
- Pal, A., Madhusmita Swain, M. Rath, S. 2011. Reproduction and sexual dichromatism in *Sitana ponticeriana* (Reptilia: Draconinae: Agamidae). *Taprobanica*. 3 (1). 31-37.
- Pandav, B. N., Shanbhag, B. A., Sidapur, S. K. 2010. Growth patterns and reproductive strategies in the lizard, *Calotes versicolor*, raised in captivity. *Acta Herpetologica*. 5 (2). 131 – 142.
- Panov, E. N., Zykova, L. Yu. 1986. Notes on the Behavior of the Steppe Agama, *Agama sanguinolenta* in: Panov, E. N., Tsellarius, A. Yu., Nepomnyashchikh, V. A. 2004. Motor coordinations in the behaviour of toad-headed agama, *Phrycocephalus mystaceus* (Reptilia, Agamidae): signal functions and endogenous rhythms. *Entomological Review*. 84 (2). 185-194.
- Papáček, M., Matěnová, V., Matěna, J., Soldán, T. *Zoologie*. Scientia. Praha. 286 s. ISBN: 80-85827-57-3.
- Patankar, P., Desai, I. Trivedi, J. N., Balakrishnan, S. 2013. Ethogram of courtship and mating behaviour of *Sitana cf. ponticeriana* (Reptilia: Draconinae: Agamidae) in India. *Taprobanica*. 5 (1). 44 – 49.

- Pianka, E. R. 1973. The structure of lizard communities. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 4. 53-74.
- Pianka, E. R. 1989. Desert lizard diversity: additional comments and some data. *The American Naturalist*. 134 (3). 344-364.
- Ping Chen I, Stuart-Fox, D., Hugall, A. F., Symonds, M. R. E. 2012. Sexual selection and the evolution of complex color patterns in dragon lizards. *Brief Communication. Evolution*. 66 (11). 3605 – 3614.
- Peters, R. A., Ord, T. J. 2003. Display response of the Jacky Dragon, *Amphibolurus muricatus* (Lacertilia: Agamidae) to intruders: A semi-Markovian process. *Australian Ecology*. 28. 499-506.
- Pradeep Gayan, W. A. A. D., Amarasinghe Thasun, A. A. 2009. Ovipositional behavior of *Calotes ceylonensis* (Müller, 1887) (Reptilia: Agamidae) observed in the central province of Sri Lanka. *Taprobanica*. 1 (1). 24 – 27.
- Raddler, R. S., Saidapur, S. K., Shine, R., Shanbhag, B. A. 2006. The language of lizards: interpreting the function of visual displays of the Indian rock lizard, *Psammophilus dorsalis* (Agamidae). *Journal of Ethology*. 24. 275-283.
- Rastegar-Pouyani, N., Eftekarzadeh, G., Imani, A., Hosseini, S. 2013. Sexual dimorphism in *Trapelus lessonae* (De Filippi, 1865) (Sauria: Agamidae) from Western Iranian plateau. *Iranian Journal of Animal Biosystematics*. 9 (2). 125-133.
- Rice, G. E., Bradshaw, S. D. 1980. Changes in dermal reflectance and vascularity and their effects on thermoregulation in *Amphibolurus nuchalis* (Reptilia: Agamidae). *Journal of Comparative Physiology*. 135. 139-146.
- Rosypal, S. (ed). *Nový přehled biologie*. Scientia. Praha. 2004. 796 s. ISBN: 978-80-86960-23-4.
- Szczerbak, N. N. *Guide to the reptiles of the eastern Palearctic*. Krieger Publishing Company. Malabar. Florida. U.S.A. 2003. 260 s.

- Shine, R. 1990. Function and evolution of the frill of the frillneck lizard, *Chlamydosaurus kingii* (Sauria: Agamidae). *Biological Journal of The Linnean Society*. 40. 11-20.
- Shine, R., Charnov, E. L., 1992. Patterns of survival, growth, and maturation in snakes and lizards. *The American Naturalist*. 139 (6). 1257-1269.
- Schwenk, K. 1995. Of tongues and noses: chemoreception in lizards and snakes. *Trend in Ecology and Evolution*. 10 (1). 7 – 12.
- Sigmund, L., Hanák, V., Pravda, O. *Zoologie strunatců*. Karolinum. Praha. 1994. 501 s. ISBN 80-7066-531-9.
- Sinervo, B., Miles, D. B., Frankino, W. A., Klukowski, M., DeNardo, D. F. 2000. Testosterone, endurance and Darwinian fitness: natural and sexual selection on the physiological bases of alternative of alternative male behaviors in side-blotched lizards. *Hormones and Behavior*. 38. 222 – 233.
- Smith, K. R., Cadena, V., Endler, J. A., Porter, W. P., Kearney, M. R., Stuart-Fox, D. 2016. Colour change on different body regions provides thermal and signalling advantages in bearded dragon lizard. *Proceeding of the Royal Society B*. 283. 1 – 9.
- Smith, L. C., John-Alder, H. B. 1999. Seasonal specificity of hormonal, behavioral and coloration responses to within- between – sex encounters in male lizards (*Sceloporus undulatus*). *Hormones and Behavior*. 36. 39 – 52.
- Stuart-Fox, D. M., Ord, T. J. 2004. Sexual selection, natural selection and the evolution of dimorphic coloration and ornamentation in agamid lizards. *Proceeding of The Royal Society B*. 271. 2249-2255.
- Stuart-Fox, D. M., Owens, I. P. F. 2003. Species richness in agamid lizards: chance, body size, sexual selection or ecology? *Journal of Evolutionary Biology*. 16 (4). 659 – 669.
- Stuart-Smith, J., Swain, R., Wapstra, E. 2007. The role of body size in competition and mate choice in an agamid with female-biased dimorphism. *Behaviour*. 144. 1087 – 1102.

Stuart-Smith, J., Swain, R., Welling, A. 2007. Reproductive ecology of the mountain dragon, *Rankinia (Tympanocryptis) diemensis* (Reptilia: Squamata: Agamidae) in Tasmania. Papers and Proceedings of the Royal Society of Tasmania. 139. 23-28.

Thompson, G. G., Thompson, S. A. 2001. Behaviour and spatial ecology of Gilbert's dragon (*Lophognathus gilberti*) (Agamidae: Reptilia). Journal of the Royal Society of Western Australia. 84. (153-158). 129-133.

Thompson, G. G., Withers, P. C. 2005. The relationship between size-free body shape and choice of retreat for Western Australian *Ctenophorus* (Agamidae) dragon lizards. Amphibia – Reptilia. 26. 65 – 72.

Umbers, K. D. L., Osborne, L., Keogh, S. 2012. The Effects of residency and body size on contest initiation and outcome in the territorial dragon, *Ctenophorus decresii*. Plos One. 7 (10). 1-5.

Valenzuela, Nicole. "Temperature-Dependent Sex Determination." In: *Reptilian Incubation: Environment, Evolution and Behaviour*. Ed. Charles Deeming. Nottingham: Nottingham University Press. 2004.

Van Wyk, J. H. 1984. Physiological changes during the ovarian cycle of the female rock lizard, *Agama atra* (Sauria: Agamidae). South African Journal of Zoology. 19 (4). 253-260.

Veselovský, Z. Etologie – biologie chování zvířat. Academia. Praha. 2008. 407 s. ISBN: 978-80-200-1621-8.

Veselý, M., Modrý, D. 2002. Rain-harvesting behavior in agamid lizards (*Trapelus*). Journal of Herpetology. 36 (2). 311 – 314.

Viets, B. A., Ewert, M. A., Talent, L. G., Nelson, C. E. 1994. Sex-determining mechanisms in squamate reptiles. The Journal of Experimental Zoology. 270. 45-56.

Vitt, L. J., Pianka, E. R., Cooper, W. E. Jr., Schwenk, K. 2003. History and the Global Ecology of Squamate Reptiles. The American Naturalist. 162 (1). 44 – 60.

Warner, D. A., Shine, R. 2008. Maternal nest-site choice in a lizard with temperature-dependent sex determination. *Animal Behaviour*. 75. 861-870.

Weiss, S. L. 2006. Female-specific color is a signal of quality in the striped plateau lizard (*Sceloporus virgatus*). *Behavioral Ecology*. 17. 726-732.

Zhao, W., Yu, N., Wang, Y., Ji, W., Liu, N. 2011. Female reproductive cycles of *Phrynocephalus przewalskii* (Lacertilia: Agamidae) in the Tengerr desert, China. *Asian Herpetological Research*. 2 (1). 30-35.

Znari, M., El Mouden, E., Francillon-Vieillot, H. 2002. Long-term variation in reproductive traits of Bibron's agama, *Agama impalearis*, in western Morocco. *African Journal of Herpetology*. 51 (1). 57 – 68.

Znari, M., El Mouden, H. 1997. Sexual dimorphism, reproductive and fat body cycles in Bibron's Agama (*Agama impalearis*, Boettger, 1874) (Sauria: Agamidae). *Herpetologica*. 53 (4). 411-422.

Internetové zdroje

<<http://www.reptile-database.org/db-info/SpeciesStat.html>>

9 Seznam příloh

Poznámka: všechny níže uvedené obrázky a tabulky jsou včleněny do textu.

Obrázek 1: Půdorys expozice „Plazi Středoasijských pouští“ (se svolením Zoo Praha)

Obrázek 2: Expozice „Plazi Středoasijských pouští“ při čelním pohledu směrem od vchodu do pavilonu. Foto Karel Novák

Obrázek 3 a: Zvedání těla nad podklad

Obrázek 3 b: Samec s tělem zdviženým nad podklad a roztaženým hrdlem

Obrázek 3 c: Samice (vpředu) prohýbající hřbet směrem nahoru v přítomnosti samce

Obrázek 3 d: Vlevo samec manifestující své postavení zvedáním těla nad podklad, vpravo samice s prohnutým hřbetem (někdy doprovázeno též rychlými pohyby ocasu)

Obrázek 4 a: Signalizující samec na topném kameni, obklopen třemi samicemi

Obrázek 4 b: Vlevo signalizující samec, červenou čarou je naznačen směr vertikálního pohybu. Vpravo samice v pozici s mírně vyklenutým hřbetem

Obrázek 5: Znázornění systému individuálního značení, který byl pro tuto studii použit – zde jako příklad jedinec Z 1, 2, 3

Obrázek 6 a: Proměnlivost tělesné délky samců v čase – graf mediánů

Obrázek 6 b: Proměnlivost tělesné hmotnosti samců v čase – graf mediánů

Obrázek 7 a: Proměnlivost tělesné délky samic v čase – graf mediánů

Obrázek 7 b: Proměnlivost tělesné hmotnosti samic v čase – graf mediánů

Obrázek 8: Expozice „Plazi Středoasijských pouští“. Barevnými tečkami (červená, modrá, žlutá) jsou vyznačena nejvýznamnější vyhřívaná místa. Foto Karel Novák

Obrázek 9: Podíl času, po který se alespoň jeden pozorovaný jedinec vyhříval ku celkovému času fokálního pozorování. 1 – celkový čas, kdy se alespoň jeden pozorovaný jedinec vyhříval (214 minut), 2 – celkový čas, kdy žádný jedinec nebyl pozorován při vyhřívání (56 minut). Celkový čas 270 minut

Obrázek 10: Poměr času věnovaného signálnímu chování u všech pozorovaných jedinců (1, 77 minut) ku celkovému času fokálního pozorování (2, 270 minut)

Obrázek 11: Poměr času věnovanému signálnímu chování u pozorovaných jedinců v rámci celkového času fokálního pozorování. 1 – žádné signální chování (193 minut), 2 – samec Z 1234 (34 minut), 3 – samice Č 4 (21 minut), 4 – samice M 123 (14 minut), 5 – samice Z 4 (8 minut), 6 – samice Č 12 (0 minut). Celkový čas 270 minut

Obrázek 12: Termogram zachycující dva jedince agamy stepní při vyhřívání – označené černými křížky. Vpravo rozmezí naměřených teplot a odpovídající barevná škála. Snímek byl pořízen 24.8.2016. Autor snímku: Karel Novák

Tabulka 1: Evidence a metrické charakteristiky jedinců chovné skupiny agamy stepní v expoziční části na počátku roku 2016 (10.2.2016).

Individuální identifikace byla uskutečněna: i) zastřížením drápů, ii) barevnými značkami na čtyřech partiích těla: 1 – hřbet v oblasti lopatkového pásma, 2 - hřbet v oblasti pánevního pásma, 3 – levé stehno, 4 – pravé stehno.

Tabulka 2: Morfometrické charakteristiky skupiny samců agamy stepní v Zoo Praha (n jedinců = 4) (l – délka těla, m – hmotnost).

Tabulka 3: Morfometrické charakteristiky skupiny samic agamy stepní v Zoo Praha (n jedinců = 18) (l – délka těla, m – hmotnost).

Tabulka 4: charakteristiky variability – samci (l , m – délka těla, hmotnost).

Tabulka 5: charakteristiky variability – samice (l , m – délka těla, hmotnost).

Tabulka 6 a: hodnoty Clutton-Brock indexu – samci.

Tabulka 6 b: hodnoty Clutton-Brock indexu – samice.

Tabulka 6 c: hodnoty Clutton-Brock indexu – intersexuální interakce ($\sigma^{\text{♂}}$ - samci, ♀ - samice).

