

JIHOČESKÁ UNIVERZITA V ČESKÝCH BUDĚJOVICÍCH
ZEMĚDĚLSKÁ FAKULTA

Studijní program: B4106 Zemědělská specializace

Studijní obor: Biologie a ochrana zájmových organismů

Katedra: Katedra biologických disciplín

Vedoucí katedry: doc. RNDr. Ing. Josef Rajchard, Ph.D.

DIPLOMOVÁ PRÁCE

Optická komunikace u rodu *Anolis* a sociální kontext

Vedoucí diplomové práce: Mgr. Michal Berec, Ph.D.

Autor: Bc. Jan Vörös

České Budějovice, 2014

Prohlašuji, že v souladu s § 47b zákona č. 111/1998 Sb. v platném znění souhlasím se zveřejněním své diplomové práce, a to - v nezkrácené podobě - v úpravě vzniklé vypuštěním vyznačených částí archivovaných zemědělskou fakultou - elektronickou cestou ve veřejně přístupné části databáze STAG provozované Jihočeskou univerzitou v Českých Budějovicích na jejích internetových stránkách, a to se zachováním mého autorského práva k odevzdanému textu této kvalifikační práce. Souhlasím dále s tím, aby toutéž elektronickou cestou byly v souladu s uvedeným ustanovením zákona č. 111/1998 Sb. zveřejněny posudky školitele a oponentů práce i záznam o průběhu a výsledku obhajoby kvalifikační práce. Rovněž souhlasím s porovnáním textu mé kvalifikační práce s databází kvalifikačních prací Theses.cz provozovanou Národním registrem vysokoškolských kvalifikačních prací a systémem na odhalování plagiátů.

Datum:

Podpis studenta:

Poděkování

V první řadě bych rád poděkoval svému školiteli, Mgr. Michalu Berecovi, Ph.D. za pomoc a ochotu při vedení mé práce. Dále bych rád poděkoval prof. RNDr. Janu Lepšovi, CSc. a panu Bc. Vladimíru Klapkovi za pomoc se zpracováním výsledků. V neposlední řadě bych chtěl poděkovat své rodině a přátelům za podporu, které si nesmírně vážím.

Souhrn

Tato práce se zabývá optickou komunikací u druhu *Anolis carolinensis*. Pokusná skupina sestávala z celkem jedenácti zvířat, šesti samců a pěti samic, chovaných samostatně. Zvířata byla chována za stálých teplotních i vlhkostních podmínek. Bylo zkoumáno sedm předem vybraných projevů chování, objevujících se při kontaktu dvou jedinců, ať už stejného či opačného pohlaví. U každého projevu byly měřeny tři časové údaje – celkové trvání, frekvence a latence užívání. U interakcí dvou samců byl brán v potaz rozdíl velikostí obou jedinců a také teritoriální status domácí/vetřelec. Jednotlivé interakce byly natáčeny, celkem bylo natočeno šedesát videí, každé o délce patnáct minut. Vliv teritoriálního postavení měl vliv na celkové trvání a latenci projevu Headbob C, vliv rozdílu velikostí měl vliv na celkové trvání a latenci projevu Nuchal crest a latenci projevu Extended throat. Vliv pohlaví předkládaného jedince měl vliv na celkové trvání projevu Dewlap. Pro zbývající projevy se žádný se sledovaných faktorů neprokázal jako významný pro míru užívání vizuálních projevů.

Klíčová slova: *Anolis carolinensis*, optická, komunikace, sociální, kontext

Abstract

This work focuses on the optical communication of the Green Anole lizard. Experiment group consisted of eleven specimen, six males and five females, each being kept separately. The animals were being kept at constant temperature and humidity levels. Seven predetermined behavior patterns were examined, occurring during a contact of two specimen, wheter two males or a male and a female. For each behavior pattern, three time data were measured – duration, frequency and latency. When examining two males, size difference and territorial status of territory owner/intruder were taken into account. Each interaction was documented, in total sixty videos were made, each fifteen minutes long. The territory status positively influenced the duration and latency of Headbob C, size difference positively influenced the duration and latency of Nuchal crest and the latency of Extended throat. Sex of the animal positively influenced the duration of Dewlap. Territorial status, size difference or sex had no influence on the rest of the behavior patterns.

Key words: *Anolis carolinensis*, optical, communication, social, context

1. ÚVOD	8
2. LITERÁRNÍ REŠERŠE	9
2.1 TERITORIALITA.....	9
2.2 OPTICKÁ KOMUNIKACE	11
2.3 STUDOVANÁ ZVÍŘATA	14
2.3.1 Systematické zařazení	14
2.3.2 Charakteristika druhu a rozšíření	15
3. METODIKA	17
3.1 PODMÍNKY POKUSU	17
3.2 VIDEODOKUMENTACE	17
3.3 ZPRACOVÁNÍ	18
3.4 VYHODNOCOVÁNÍ	18
4. VÝSLEDKY	20
4.1 PŘEHLED VÝSLEDKŮ PRO VŠECHNY TESTOVANÉ PROJEVY	20
4.2 UŽÍVÁNÍ VYBRANÝCH PROJEVŮ PŘI INTERAKCI DVOU SAMCŮ	20
4.3 VLIV POHLAVÍ PŘEDKLÁDANÉHO JEDINCE NA UŽÍVÁNÍ VYBRANÝCH PROJEVŮ DOMÁCÍMI SAMCI	26
5. DISKUZE.....	27
5.1 UŽÍVÁNÍ VYBRANÝCH PROJEVŮ PŘI INTERAKCI DVOU SAMCŮ	27
5.2 VLIV POHLAVÍ PŘEDKLÁDANÉHO JEDINCE NA UŽÍVÁNÍ VYBRANÝCH PROJEVŮ CHOVÁNÍ DOMÁCÍMI SAMCI	29
6. ZÁVĚR	31
7. CITACE	32

1. Úvod

Zvřata žijí v dynamickém prostředí, ve kterém se okolní podmínky rychle mění. Denně mohou přicházet do kontaktu s cizími jedinci, a to ať stejné, či rozdílné druhové příslušnosti, jsou vystaveni nebezpečím ze strany predátorů, musí bojovat o omezené zdroje apod. Schopnost komunikovat tak hraje velmi významnou roli pro přežití jedince či skupiny jedinců. Z tohoto důvodu se u různých skupin živočichů vyvinula v mnoha případech druhově specifická schopnost komunikovat prostřednictvím především základních smyslů – čichu, chuti, hmatu, sluchu a zraku. Sociální druhy tak mohou koordinovat dění ve skupině, solitérní druhy jsou schopny najít partnera během období rozmnožování a teritoriální druhy mohou bránit své okrsky před vetřelci, či se dvořit opačnému pohlaví. Zároveň je známo více případů, kdy je určitý projev užíván jak k zastrašení potenciálního soupeře, tak i zároveň k námluvám. *Anolis caroliensis* je drobný druh teritoriálního ještěra, který na cizí samce a samice reaguje především pomocí vizuálních projevů, jako je kývání hlavou, vystavování jasně zbarveného hrdelního laloku, zvyšováním vetrikálního profilu těla a podobně. Několik vizuálních projevů je také samci užíváno při kontaktu jak s cizím samcem, tak se samicí. V této práci se zabývám otázkou, zda-li je míra užívání jednotlivých projevů u samců ovlivněna pohlavím jedince, se kterým jsou samci konfrontováni a dále, zda-li se míra užívání jednotlivých projevů liší v závislosti na rozdílu velikostí a teritoriálním postavení dvou soupeřících samců, vlastníkem teritoria a vetřelcem.

2. Literární řešerše

2.1 Teritorialita

Ne vždy jsou zdroje, jako potrava, voda, úkryt, místo k vyhřívání, dostupnost partnera apod., rozprostřeny rovnoměrně v prostoru. Mnoho druhů živočichů proto brání určitá teritoria či okrsky, které obsahují právě tyto omezené zdroje vůči vetřelcům stejného či blízce příbuzného druhu. Takováto obrana teritoria se však objevuje pouze tehdy, když přínosy držení teritoria, tedy přístup ke zdrojům, převáží nad negativy z jeho obrany. Schopnost získat a následně udržet teritorium závisí na mnoha různých faktorech. Např. rozdíl velikostí měl zásadní vliv na zisk a úspěšné bránění kvalitnějšího teritoria u druhu *Anolis sagrei* ve studii předkládané Tokarzem (1985). Zkušenost jedince a podmínky prostředí, ve kterém se jedinec nachází, ovlivňují, kdy se zúčastní teritoriální interakce (Stamps et Krishnan 1994) či jakou formu projevu zvolit (Brenowitz & Rose 1994; Stamps et Krishnan 1998; Burmeister et al. 1999). V mnoha případech má stáří jedince vliv na výběr teritoria. Juvenilní jedinci *Uta stansburiana* zabírali volné okrsky v okolí místa líhnutí a nesnažili se zapojit do kompetice o kvalitnější teritoria, které se účastnili dospělí jedinci (Calsbeek et Sinervo 2002). Míru teritoriality taktéž pozitivně ovlivňuje hladina testosteronu. Tokarz a kol. (2002) provedl pokus, ve kterém byla porovnávána frekvence předvádění hrdelních laloků u vykastrovaných samců anolise hnědého (*Norops sagrei*), u kterých bylo předem naordinováno rozdílné množství testosteronu. Samci bez předem vpraveného testosteronu měli nižší tendence předvádět hrdelní lalok ve srovnání se samci s předem vpraveným testosteronem, kteří předváděli lalok srovnatelně s nevykastrovanými samci. Hladina testosteronu se u živočichů mění v závislosti na ročním období, přičemž nejvyšší hodnoty mohou být naměřeny u samců v období rozmnožování (Johnsen 1998, Tokarz et al. 2002).

Pro mnoho druhů živočichů je šance pářit se přímo závislá na schopnosti získat a následně udržet teritorium (Yang et al. 2001). Samci tetřívka prérivého (*Tympanuchus cupido pinnatus*), kteří byli schopni získat nejlepší teritorium v toku, se účastnili více jak sedmdesáti procent kopulací za celkové období padesáti tří dní pozorování (Robel 1966). Velcí samci okáče poháňkového (*Coenonympha pamphilus*), kteří hájili svá teritoria, se pářili výrazně více než menší samci bez

vlastního teritoria (Wickman 1985). Lacey a Weiczorek (2001) uvádí, že samice sysla Parryova (*Spermophilus parryii plesius*) se nejprve spářily s majiteli teritorií.

Obrana teritoria s sebou nese i negativní dopady. Poměrování mezi samci či souboje mohou přilákat predátory. Zvířata, soustředěná na souboj s vetřelcem, jsou si méně vědoma svého okolí. Dunn a kol. (2004) uvádí, že samci červenky obecné (*Erithacus rubecula*) při soubojích reagovali pomaleji na atrapu krahujce obecného (*Accipiter nisus*) než samci, kteří se mezi sebou pouze poměřovali. Stejně výsledky přinesly i starší práce, kde jako pokusná zvířata figurovali samci budníčků větších (*Phylloscopus trochilus*) (Jakobsson et al. 1995) a jihoamerické rybky akarky zelené (*Nannacara anomala*) (Jakobsson et al. 1995, Brick 1998).

Dalším negativním dopadem při obraně teritoria je výdej energie. Pohyb po teritoriu, pravidlené obhlídky či interakce s cizími jedinci vyžadují energii, která by mohla být využita jiným způsobem nebo ušetřena prostým odpočinkem. To je zvláště patrné v době páření, kdy často dochází ke zvětšení teritoria a zvýšení aktivity a agresivity samců (Ruby 1978). Se stupňující se agresí navíc výrazně stoupá spotřeba energie (Decarvalho et al. 2004). Koloniální tučnáci patagonští (*Aptenodytes patagonicus*) spotřebovali více jak třikrát více energie při souboji s jiným samcem než při pasivnějším poměřování (Viera et al. 2011). Výdej energie u stejné aktivity může být rozdílný v korelaci s věkem a tudíž zkušeností jedince. Schwartz a kol. (2007) udává, že starší samci leguánce obojkového (*Crotaphytus collaris*) byli schopni udržovat větší teritoria, provádět námluvy častěji a s více samicemi za cenu menšího výdeje energie v porovnání se samci, kteří své teritorium bránili první sezónu. Navíc reakce zkušenějších samců na sousední či potenciálně usurpující samce byla nepoměrně slabší než u mladších samců. Mladší samci se výrazně častěji pouštěli do agresivních potyček, pravděpodobně díky krátké držbě svého teritoria a potřebě dokázat dominanci.

Obrana teritoria je taktéž časově náročná. Čas strávený zaháněním protivníků by podobně jako energie mohl být investován jiným způsobem – sháněním potravy, odpočinkem apod.

Při jednotlivých interakcích navíc nejsou síly rozloženy stejně. Maynard-Smith a Parker (1976) předložili práci, ve které se zabývali asymetriemi, majícími vliv na výsledek kompetice o zdroje, které rozdělili do třech skupin. První říká, že dva jedinci

mohou mít nestejný zájem o kompetovaný zdroj, vítězně z kompetice o zdroj pak vyjde spíše ten jedinec, pro kterého je v danou chvíli zdroj cennější a je tudíž ochoten riskovat více. Druhou skupinu nazývají souhrnně „resource holding potential“ – schopnost udržet zdroje. To jsou vrozené asymetrie, rozdíl velikostí, schopnost bojovat apod. Jedinec s lepšími vrozenými vlastnostmi pak s větší pravděpodobností uhájí dané postavení nebo zaujme postavení výhodnější. Třetí skupinou jsou pak faktory, které nemusí mít zásadní vliv na vývoj souboje, jako např. doba příchodu na určité území. Jedinci, kteří dorazí dřív, si mohou vybírat, jaké teritorium obsadí.

Jedinec proto musí z těchto výše zmíněných důvodů zvážit, kdy je vhodné investovat do obrany svého teritoria, kdy bránit určitý zdroj, kdy se pokusit zabrat již obsazené teritorium apod.

Obrana teritoria však vždy neznamena soubor. V některých případech může majitel teritoria tolerovat dalšího samce na svém území. Takový případ uvádí např. Wirtz (1981). Někteří samci vodušky velké (*Kobus ellipsiprymnus*) tolerovali satelitní samce stejného druhu. Ti se mohli pohybovat volně po jejich teritoriu, nicméně stále byli hierarchicky podřazeni majiteli. V případě, že se na území teritoria objevil cizí samec, podřízení samci se podíleli na obraně a zapuzení vetřelce. Je v zájmu obou jedinců, pokud je to možné, se souboji vyhnout, neboť při něm může dojít ke zranění či smrti. Z tohoto důvodu se u mnoha druhů nejen plazů, ale i jiných skupin živočichů, vyvinula mnohdy složitá a rituální poměrování. V takovém případě dochází, mimo jiné, k vystavování výrazně zbarvených částí těla, zduření kožních řas či předvádění typických stereotypních úkonů, např. kývání hlavou, máchání ocasem, zvětšování objemu těla apod. Souhrnně lze takovéto projevy nazývat optickou komunikací.

2.2 Optická komunikace

I ty nejsoliternější druhy spolu musí komunikovat, a to alespoň během období rozmnožování. Většina živočichů však přichází do kontaktu s ostatními jedinci mnohem častěji a schopnost za určité situace předat informace druhému jedinci je proto zásadní pro přežití. V živočišné říši se tedy vytvořilo několik způsobů, jak takovou komunikaci uskutečnit. Až na výjimky, jako např. detekce elektrických impulsů u žraloků pomocí Lorenziho ampulí, je taková komunikace vedena skrze základní smysly, tzn. hmatová (hmat), chemická (čich a chuť), zvuková (sluch) a optická (zrak).

Optická nebo také vizuální komunikace je typ dorozumívání, který se vyvinul u mnoha skupin živočichů. Jako taková může být optická komunikace užívána mezi jedinci stejného či rozdílného pohlaví v rámci jednoho druhu nebo i mezidruhově. Zpravidla se objevuje u denních živočichů, nicméně existují výjimky. Např. Lloyd (1975) uvádí, že dravé samice světlušek rodu *Photuris* lákají a následně požírají samce rodu *Photinus* tím, že napodobují signály běžně vydávané samicemi rodu *Photinus*.

Vizuální komunikace má při srovnání s dalšími druhy komunikace, zvukovou chemickou či hmatovou, své výhody i nevýhody. Výhodou je především rychlost, s jakou se informace šíří od původce informace k příjemci, nicméně jak již bylo řečeno výše, v drtivé většině případů je k takovému dorozumívání potřeba dostatek světla. Vzdálenost, přes kterou se přenáší, je značně variabilní. Mezi vysílajícím a přijímajícím jedincem nesmí být překážka, která by šíření informace bránila. Zároveň v momentě, kdy vysílající jedinec přestane komunikovat, informace přestane existovat, na rozdíl od např. chemické komunikace, kdy informace o jedinci přetrvává v prostředí po delší dobu (Jordan 2007, Nie et al. 2012).

Existují dva druhy optické komunikace. První probíhá skrze vrozené znaky a vlastnosti, které se u daných jedinců objevují - výrůstky na těle, pestré zbarvení apod. V mnoha případech tyto znaky přímo reflektují individuální fitness daného jedince a hrají významnou roli v pohlavním výběru (Mey 2009). Např. velikost parohů u jelena evropského (*Cervus elaphus*) přímo koresponduje s velikostí varlat a produkcí spermií a slouží tak jako signál samicím o plodnosti jedince (Malo et al. 2005). Milinski a Bakker (1990) uvádí, že samice koljušky tříostné (*Gasterosteus crenobiontus*) preferovaly samce, kteří byli výrazněji zbarveni, což je známka odolnosti vůči parazitům.

Podobně jako u pohlavního výběru mohou určité výrazné znaky jedince sloužit při teritoriálních poměrováních či soubojích. Malo a kol. (2005) uvádí, že velikost parohů u jelena evropského (*Cervus elaphus*) signalizuje ostatním jedincům schopnost bojovat. V případě setkání dvou jedinců tak může slabší ustoupit na základě viditelnosti velkého paroží.

Ne všechna komunikace je však postřehnutelná lidským okem. Některé druhy jsou schopny vnímat UV složku světla, nejběžněji se tato schopnost objevuje u ryb a ptáků (Jacobs 1992, Bennet et al. 1996, Hunt et al. 1999). Zpravidla se jedná o

elementy, vyskytující se na povrchu těla či jeho pokryvu. Některé druhy ryb jsou schopny na základě vzoru na těle, viditelného v rámci 350-400nm světelného spektra rozpoznat, zda-li pozorovaný jedinec patří ke stejnému druhu (Partridge et Cuthill 2010). Siebeck (2003) uvádí, že samci sapína tečkovaného (*Pomacentrus amboinensis*), které v pokusu umístil do nádrže s UV+ filtrem, reagovali na vetřelce agresivněji než samci v nádrži s UV- filtrem. Agresivita vůči vetřelcům se zároveň lišila v závislosti na příslušnosti k druhu, na heterospecifické jedince samci reagovali mírněji.

Druhý typ je prováděn ve formě často ritualizovaných signálů a vyžaduje tedy aktivní zapojení jedince. Vizuální signály mohou být různě složité, od jednoduchého máchání ocasem až po velice komplexní komunikaci. Takovéto předem domluvené signály jsou pak užívány při vícero příležitostech.

Jedna z nejznámějších a zároveň nejkomplicovanějších forem optické komunikace byla popsána Karl von Frischem, nositelem Nobelovy ceny. Včely medonosné (*Apis mellifera*), které se vrací do úlu, jsou schopny pomocí složitých tanců srozumitelně zbyvatel včely, kde se nachází dostatek pylu pro další sběr (Gardner et al. 2008).

Samci často používají signály při obraně teritoria. Například samci sapína tečkovaného (*Pomacentrus amboinensis*) při obraně před vetřelci předváděli hřbetní ploutve (Siebeck 2003). Samci výra velkého (*Bubo bubo*) vystavují bílé zbarvené pole na hrdle, jehož odrazivost je závislá na pohlaví a roční době (Penteriani et al. 2007).

Nejvíce se uplatňuje využívání signálů při kompetici o partnery v období rozmnožování. Například samci krabů rodu *Uca* používají své výrazně zvětšené klepeto, se kterým mávají a snaží se tak zaujmout samice (Oliveria et Custódio 1998, Milner et al. 2012). Milner a kol. (2012) pak dodává, že rychlost mávání se zvyšuje v případě agregace více samců, jelikož rychlost mávání ovlivňuje samiččí výběr. Využívání optických signálů při dvoření se objevuje i u domestikovaných zvířat (Longpre et al. 2011).

V některých případech mají jak vrozené znaky, tak signalizace dvojí užití a jsou tak užívány jak k lákání samic, tak při konfrontaci se samci (Berglund et al. 1996). Tato skutečnost se objevuje poměrně často u mnoha skupin živočichů – vějíř per u páva korunkatého (*Pavo cristatus*) (Petrie et al. 1991), červené skvrny na křídlech u

vlhovce červenokřídlého (*Agelaius phoeniceus*) (Peek 1972, Smith 1972), velikost a zabarvení hřebínku u kura bankvinského (*Gallus gallus*) (Ligon et al. 1990, Zuk et al. 1990), mečík u mečovek mexických (*Xiphophorus helleri*) (Basolo 1990, Benson et Basolo 2006), vystavování bílého hrdelního pole u výra velkého (*Bubo bubo*) (Penteriani et al. 2007) nebo předvádění hrdelních laloků anolisů rudokrkých (*Anolis carolinesis*) (Crews 1975, Decourcy et Jenssen 1994) či anolisů hnědých (*Norops sagrei*) (Simon 2011).

2.3 Studovaná zvířata

2.3.1 Systematické zařazení

Anolis caroliensis je v současné době řazen do čeledi Dactyloidae, nadřádu Iguania (Uetz et Hošek 2014). Nadřád Iguania je druhově obsáhlou a diverzifikovanou skupinou živočichů, obývajících všech pět kontinentů, mnoho ekologických nik a habitatů. Fosilní nálezy této rozmanité skupiny však nejsou úplné. Nejstarší známé fosílie ještěra s akrodotním chrupem byly objeveny v Indii z pozdního triasu, období před asi 223 miliony let. Potvrzují tak vzhledem k současnému rozšíření, že diverzifikace nadřádu Iguania započala ještě před rozpadem Gondwany (Datta et Ray 2006). Nejstarší fosílie s pleurodontním chrupem jsou pak výrazně mladší, z období pozdní křídy před asi 80 miliony let, objevené v poušti Gobi (Gao et Norell 2000, Conrad et Norell 2007). Další významné fosilní nálezy z mladších období byly objeveny v Evropě (Smith 2009), Severní Americe (Smith 2011) či Jamaice (Pergill 1999). Současné rozšíření v porovnání s fosilními nálezy dalo vzniknout mnoha teoriím o původu této skupiny (např. Townsed et al. 2011).

Čeď Dactyloidae je poměrně velkou čeledí, čítající 388 druhů, obývajících velmi rozsáhlé území, sahající od jihovýchodu USA, přes Karibik a Střední Ameriku až do Jižní Ameriky (Uetz et Hošek 2014). Fylogeneze čeledi Dactyloidae a potažmo rodu *Anolis* však byla vždy nejasná. Od první souhrnné práce, publikované v polovině dvacátého století Etheridgem (1960), byla systematika této skupiny neustále podrobována dalším výzkumům, dodnes však není s jistotou ustálena. Zatím poslední práce, zabývající se fylogenezí čeledi Dactyloidae předložila Nicholsonová a kol. (2012). Ta rozčlenila všechny druhy v závislosti na společných morfologických a genetických znacích do celkem osmi rodů - *Dactyloa*, *Deiropyx*, *Xiphosurus*, *Chamaelinorops*, *Audantia*, *Anolis*, *Ctenonotus*, *Norops*.

Nicholsonová a kol. (2012) dále rozdělila celý rod *Anolis* (*sensu stricto*) v závislosti na společných morfologických a genetických znacích na celkem pět druhových podskupin, pojmenovaných podle typických druhů v nich zahrnutých – druhové skupiny *Anolis lucius*, *Anolis altuaceus*, *Anolis angusticeps*, *Anolis loysianus* a *Anolis caroliensis*. Centrum, odkud se skupiny rozšířily a následně druhově diverzifikovaly do současné podoby, je s největší pravděpodobností Kuba (Glor et al. 2005, Nicholson et al. 2012). *Anolis caroliensis* podskupina zahrnuje čtrnáct blízké příbuzných druhů anolisů, které spojují stejné charakteristické znaky – krátké končetiny; hlava podlouhlá, výrazně delší než širší; ocas 2,5x delší než délka od špičky tlamy po kořen ocasu; čtyři bederní obratle; malá interparietální šupina přibližně stejné velikosti, jako šupiny okolní; krční lalok u samic většinou chybí; čtyři bederní obratle (Nicholson et al. 2012).

2.3.2 Charakteristika druhu a rozšíření

Anolis carolinensis (VOIGT 1832), česky anolis rudokrký, je drobný druh stromového ještěra. Obývá mnoho rozličných biotopů, od dubových lesů přes sladké či slané mokřady až po vlhké lesy (Shelford 1963) na jihovýchodě USA (Duellman et Schwartz 1958, Shelford 1963, Conant et Collins 1998) a v Karibské oblasti (Brown & Echternacht 1991). Zároveň více autorů uvádí, že byl přibližně v 60. letech 20. století zavlečen i na některé ostrovy v Pacifiku, např. Boniské ostrovy (Goris et Maeda 2005, Yoshimura et Okochi 2005, Okochi et al. 2006) či Havaj (Nicholson et al. 2012).

Anolis rudokrký má protáhlou hlavu s nízkým vertikálním profilem, štíhlé tělo a dlouhý tenký ocas. Velikost dospělých jedinců, měřená od špičky tlamy po kořen ocasu, se pohybuje mezi 43-75 mm, celková délka pak dosahuje 120-200 mm. Samci bývají výrazně větší a mohutnější než samice (Goris et Maeda 2005). Tělo anolisů je kryto šupinami, které se tvarem, velikostí i pigmentací liší v závislosti na pozici na těle (Valle et Alibardi 2010). Zároveň se na prstech končetin objevují modifikace šupin ve formě drápů či lamel. Mezi jednotlivými lamelami vyrůstají mikroskopické štětinky, tvořené beta-keratinem, špičky těchto štětin pak interagují se samotným povrchem (Crandell et al. 2010). Lamely zvyšují přilnavost končetin k povrchu a umožňují tak snadný a bezpečný pohyb i na kluzkých materiálech.

Samci mají plně vyvinutý krční lalok, nejčastěji červené až růžové barvy, může však být stejné barvy jako zbytek břišní části těla. Samice mají krční lalok výrazně menší či zakrnělý (Goris et Maeda 2005), barevnost laloku je totožná se samci.

Jak samci, tak samice jsou schopni měnit odstín svého zbarvení v závislosti na situaci, ve které se nacházejí. Nejčastěji je možno je spatřit v odstínech zelené, šedé, hnědé až téměř černohnědé, často se u nich objevují i malé tmavé skvrnky na zádech a bocích. Břišní část těla je krémově bílá. Barvozměna je umožněna díky třem vrstvám chromatoforů. První vrstva, nacházející se těsně pod basální laminou, je tvořena xantofory, pod vrstvou xantoforů je vrstva duhových iridioforů a poslední vrstva je tvořena melanofory. Změna barvy ze zelené na hnědou je iniciována melanofor stimulujícím hormonem, který způsobí, že melanosomy, obsažené v melanoforech, zablokují přístup světla do iridioforů (Taylor et Hadley 1970). Změna barvy je poměrně rychlá, přechod ze zelené na tmavě hnědou trvá jen pár minut.

Anolis rudokrký se nejčastěji živí hmyzem úměrné velikosti. Největší roli při lovu hraje optický stimul – pohyb kořisti (Burghardt 1964). Víceru studií ale poukazuje na fakt, že anolisové obecně kromě hmyzu požívají i různé plody či sají nektar. Okochi a kol. (2006) popisuje situaci, kdy introdukované populace anolisů rudokrkých na některých Pacifických ostrovech začaly žrát pyl a sát nektar místních rostlin poté, co vlastním lovem výrazně snížily populace několika endemických druhů hmyzu. Ukazuje se, že požívání plodů či sání nektaru je pravděpodobně rozšířeno i mimo oblast nepůvodního rozšíření tichomořských ostrovů. Herrel a kol. (2004) uvádí, že velikost požíraných plodů je přímo závislá na velikosti samotného jedince, a to, zda jedinec žije na pevnině či ostrově, nebo rozměry lebky, a s tím související síla skusu na to nemá žádný vliv.

3. Metodika

3.1 Podmínky pokusu

V experimentu byla použita zvířata odchytená z přírody, zakoupená přímo od importéra. Pro potřeby pokusu byl tento druh, *Anolis carolinensis*, zvolen vzhledem k jeho nenáročnosti v chovu a cenové dostupnosti. Šest samců a pět samic bylo chováno samostatně v celoskleněných teráriích o rozměrech 600 x 450 x 450 mm v terarijní místnosti Přírodovědecké fakulty. Mezi jednotlivými terárii byly vsunuty kusy lepenky, aby se zabránilo konatku sousedících jedinců. Terária byla ponechána bez substrátu. Do každého terária byla umístěna větev jako opora pro živé nebo umělé rostliny, k udržování mikroklimatu sloužila krabička (150 x 150 x 80 mm) s neustále vlhkou rašelinou. Zvířatům byl zajištěn neustálý přístup k čerstvé pitné vodě, potravě (mouční červi *Tenebrio molitor*, švábi *Blaptica dubia*). Ještěřům byl s každou krmnou dávkou podáván přípravek Reptivite jako zdroj vitamínů a minerálů, především pak vápníku. Terária byla rosena čtyřikrát týdně. V terarijní místnosti byly udržovány stále teplotní i vlhkostní podmínky díky klimatizační jednotce. Osvětlení terárií bylo pomocí spínacích hodin nastaveno na cyklus 12-12 h.

3.2 Videodokumentace

Pro potřeby pokusu byla jednotlivá terária označena písmenem v závislosti na pohlaví (M pro samce, resp. F pro samici) a pořadovým číslem (1-7, resp. 1-5). Jednotlivá zvířata byla před videodokumentací změřena. Měřeny byly dva rozměry, a to délka od špičky tlamy po kořen ocasu (tzv. snout-vent length) a celková délka. Následně byly natáčeny dva typy videí, interakce domácího samce se samcem vetřelcem a interakce samce a samice. Za domácího byl považován samec, který byl trvalým obyvatelem daného terária, za vetřelce byl považován samec, vkládaný do terária k samci domácímu. V případě testování samců se samicemi byl samec brán vždy jako domácí a samice byla vkládána do jeho domácího terária.

Pořadí jednotlivých testování bylo náhodné, bylo však dbáno na to, aby jakýkoliv ze samců nebyl použit dvakrát za sebou jako domácí nebo jako vetřelec. Zároveň bylo každé z pokusných zvířat využíváno pouze jednou během pokusného dne. Natáčení videí probíhalo vždy v odpoledních hodinách v období od ledna do března 2014. Celkově bylo natočeno šedesát videí ve full-HD rozlišení a formátu .mp4,

každé o délce patnácti minut. Videá byla natáčena pomocí kamery Canon Legria HF R48 a stativu Hama Star 62.

3.3 Zpracování

Pro zpracování videí byl zvolen program EthoWatcher, který je zdarma dostupný z webových stránek <http://www.ethowatcher.ufsc.br/>. Při vyhodnocování videí bylo sledováno několik projevů chování. V případě interakce dvou samců se jednalo o tři vzory kývání hlavou s úklonem přední části těla (Headbob A, B a C), uvolnění hrdelního laloku (Dewlap), zvětšení sagitálního profilu díky laterální kompresi těla (Sagittal expansion), zvětšení profilu hrdla (Extended throat), vyvýšená kožní řasa v oblasti týlu (Nuchal crest). Při interakci samce a samice se jednalo o tři vzory kývání hlavou (Headbob A, B a C), uvolnění hrdelního laloku (Dewlap). Jednotlivé projevy byly vybrány na základě etogramu (Greenberg 2003). Výjimku tvoří projevy Headbob A, B a C, které byly definovány v Orell a Jenssen (2003). Pojmenování jednotlivých projevů bylo ponecháno v angličtině, jednak z důvodu ustálenosti v zahraničních publikacích a pak také z důvodu špatné překladatelnosti některých pojmenování.

Signály Headbob A, B a C jsou složeny z několika po sobě jdoucích kývnutí hlavou s úklonem přední části těla. Vzájemně se od sebe liší frekvencí a hloubkou jednotlivých úklonů v počáteční fázi projevu. Headbob A začíná třemi stejně velkými kývnutími, Headbob B začíná jedním menším kývnutím, které je následováno jedním velkým hlubokým kývnutím, Headbob C začíná jedním velkým, hlubokým kývnutím (viz Obr. 1).

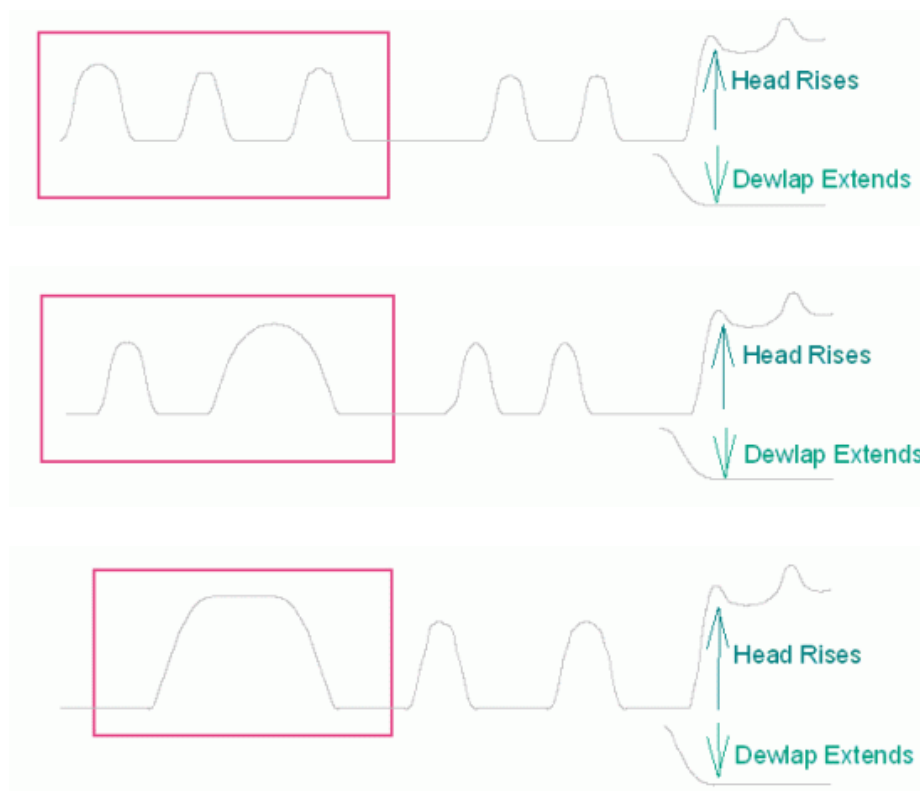
Pro každý vybraný projev chování byl měřen údaj o celkové délce daného chování ve vteřinách (dále jen celkové trvání), jak často se dané chování vyskytlo (dále jen frekvence) a po jaké době od začátku pokusu došlo k prvnímu projevu daného chování (dále jen latence), opět ve vteřinách.

3.4 Vyhodnocování

Vyhodnocování výsledků, vzniklých na základě zpracování v programu EthoWatcher, probíhalo v programu STATISTICA 12. Celkem byly provedeny dva pokusy. V prvním bylo porovnáváno, zda-li má rozdíl velikostí a stav domácí či vetřelec (teritoriální status) vliv na užívání vybraných projevů chování. U každého vybraného projevu byly zvlášť testovány hodnoty celkové trvání, frekvence a latence. Pro

vyhodnocení tohoto pokusu byla použita metoda General Linear Models – Repeated Measures Analysis of Variance. Celkem bylo provedeno 21 testů.

Ve druhém byly porovnáváno, zda-li bude domácí samec reagovat na samce vetřelce odlišně než na samici. Pro testování byly zvoleny čtyři projevy chování, shodné pro samce i samice (Headbob A, B, C a Dewlap), přičemž u každého byly zvlášť testovány hodnoty: celkové trvání, frekvence a latence. Pro vyhodnocení tohoto pokusu byla použita dvojcestná faktoriální ANOVA. Celkem bylo provedeno 12 testů.



Obrázek 1. Tři typy kývání hlavou, objevující se u druhu *Anolis carolinensis*, odlišitelných na základě frekvence a hloubky prvních kývnutí. Headbob A (nahore), Headbob B (uprostřed) a Headbob C (dole) (převzato z <http://www.faculty.biol.vt.edu/jenssen/dispatterns.html>).

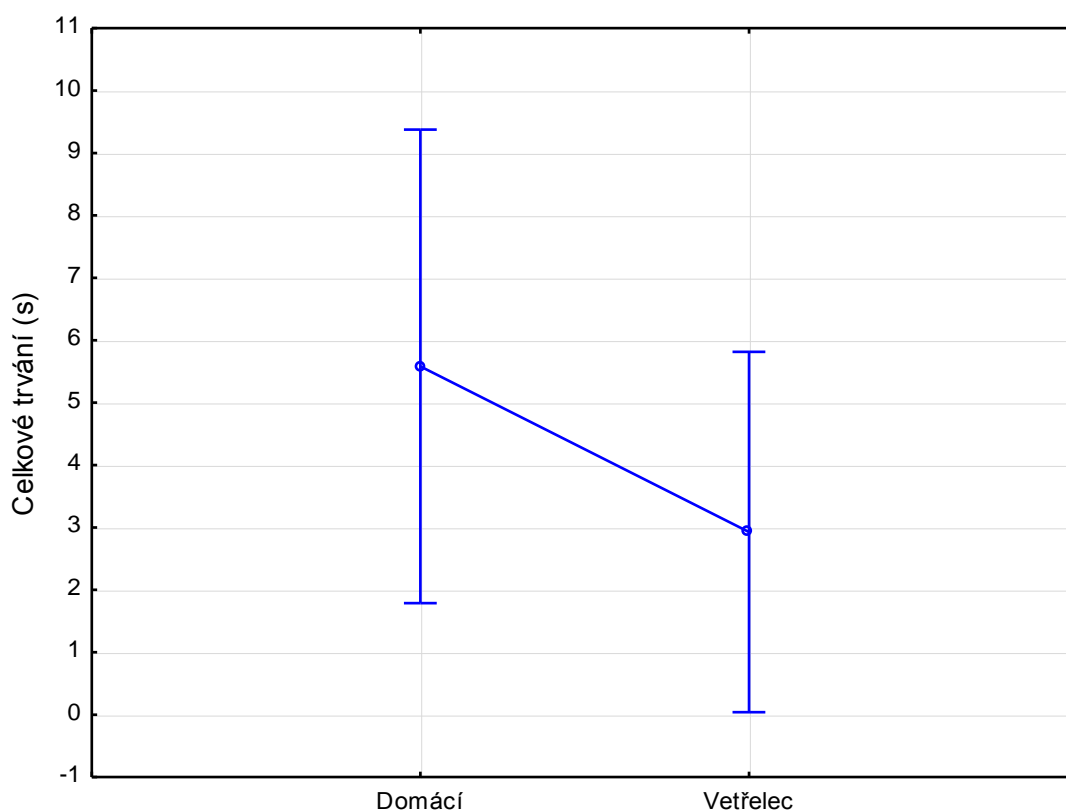
4. Výsledky

4.1 Přehled výsledků pro všechny testované projevy

Pro přehled byly výsledky testování jednotlivých projevů pro všechny tři měřené veličiny (celkové trvání, frekvence a latence) zaneseny do tabulky 1.

4.2 Užívání vybraných projevů při interakci dvou samců

Vliv teritoriálního postavení samců se ukázal jako statisticky významný pro míru užívání projevu Headbob C při veličinách celkové trvání ($F = 9,71129$; $DF = 1$; $p = 0,007$) a latence ($F = 13,4740$; $DF = 1$; $p = 0,002$). Celková doba, strávená kýváním hlavou typu C, byla delší u domácích samců ($5,58 \pm 6,36$ vteřiny) než u vetřelců ($2,92 \pm 5,87$ vteřiny) (viz Graf 1).

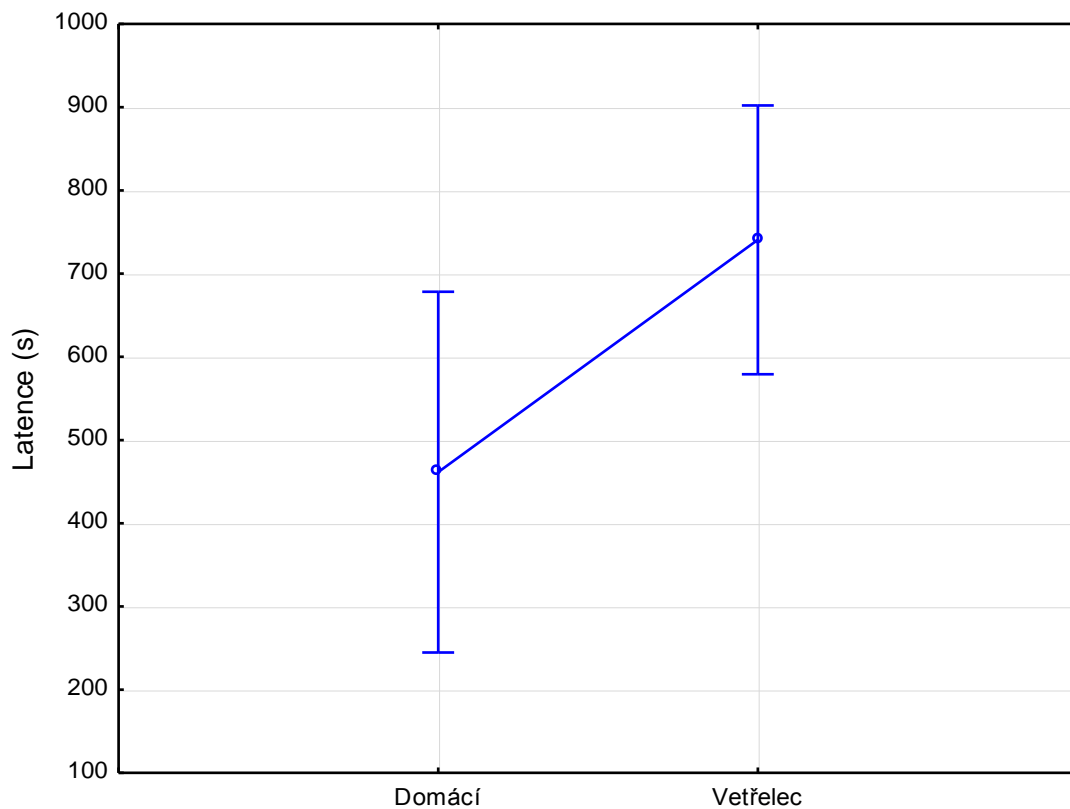


Graf 1. – Průměrné hodnoty s konfidenčním intervalem pro celkové trvání užívání projevu Headbob C u domácích samců a samců vetřelců.

Tabulka 1. Výsledky všech testování. (ANO – míra užívání projevu byla ovlivněna; NE – míra užívání projevu nebyla ovlivněna)

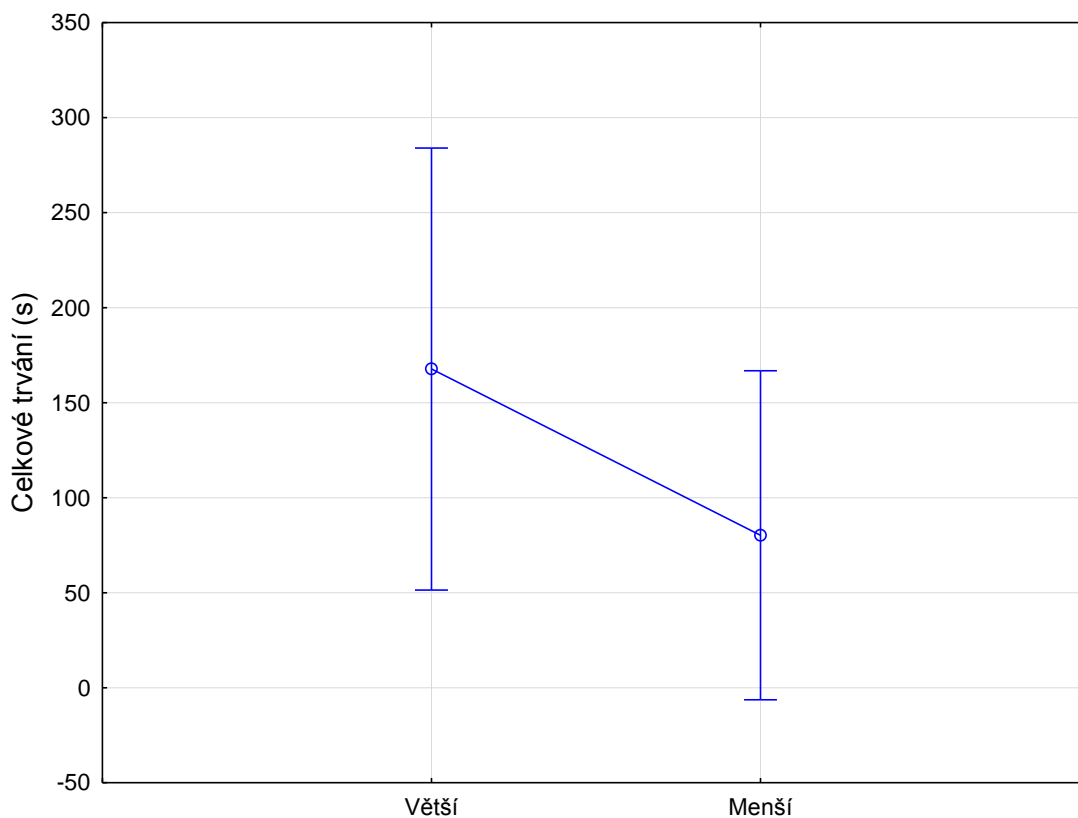
Užívání projevů při interakci dvou samců						
Projev	Celkové trvání		Frekvence		Latence	
	Teritoriální status	Velikost	Teritoriální status	Velikost	Teritoriální status	Velikost
Headbob A	Ne	Ne	Ne	Ne	Ne	Ne
Headbob B	Ne	Ne	Ne	Ne	Ne	Ne
Headbob C	Ano	Ne	Ne	Ne	Ano	Ne
Dewlap	Ne	Ne	Ne	Ne	Ne	Ne
Sagittal expansion	Ne	Ne	Ne	Ne	Ne	Ne
Extended throat	Ne	Ne	Ne	Ne	Ne	Ano
Nuchal crest	Ne	Ano	Ne	Ne	Ne	Ano
Užívání projevů v závislosti na pohlaví předkládaného jedince						
Projev	Celkové trvání		Frekvence		Latence	
Headbob A	Ne		Ne		Ne	
Headbob B	Ne		Ne		Ne	
Headbob C	Ne		Ne		Ne	
Dewlap	Ano		Ne		Ne	

Domáci samci také přistoupili ke kývání hlavou typu C dříve ($461,46 \pm 377,18$ vteřin) než vetřelci ($740,551 \pm 282,41$ vteřin) (viz Graf 2).



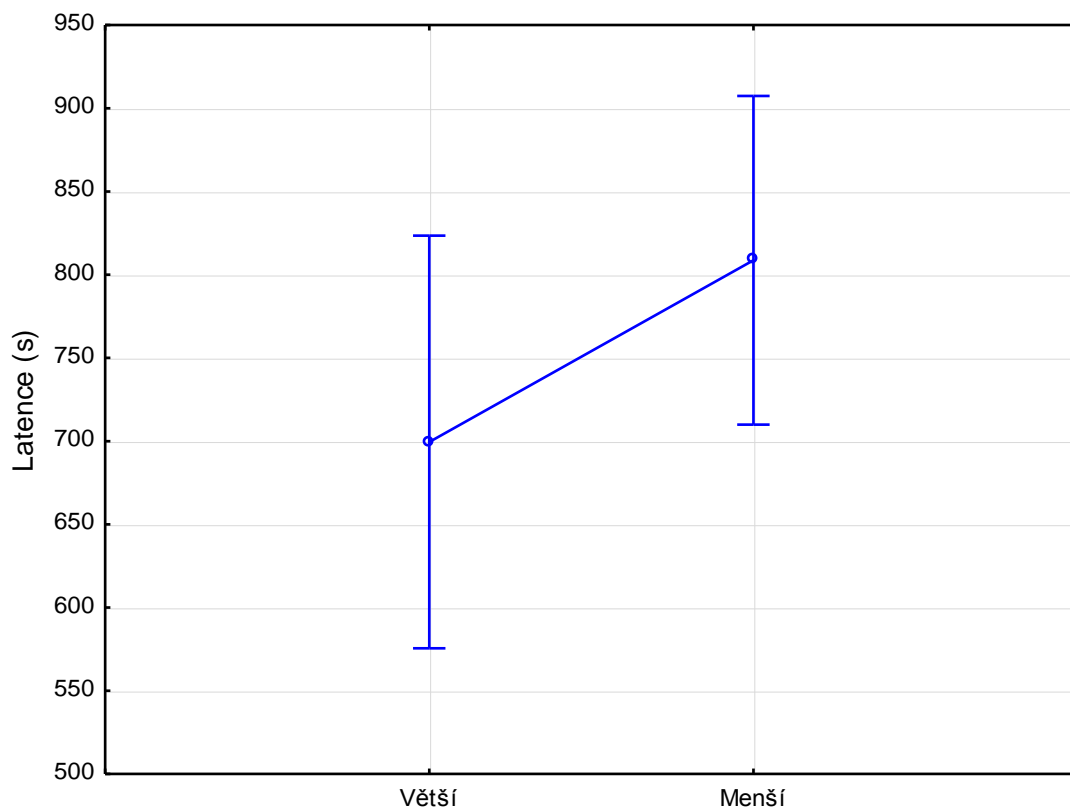
Graf 2. Průměrné hodnoty s kondfidenčním intervalem pro dobu, kdy byl poprvé užit projev Headbob C u domácích samců a samců vetřelců.

Rozdíl velikostí se ukázal jako statisticky významný pro míru užívání projevu Nuchal crest při veličinách celkové trvání ($F= 7,39538$; $DF= 1$; $p= 0,016$) a latence ($F= 7,9972$; $DF= 1$; $p= 0,013$). U větších samců se po celkově delší dobu objevovala vyvýšená kožní řasa v oblasti týlu ($167,74 \pm 264,2$ vteřin) než u samců menších ($80,25 \pm 165,95$ vteřin) (viz Graf 3).



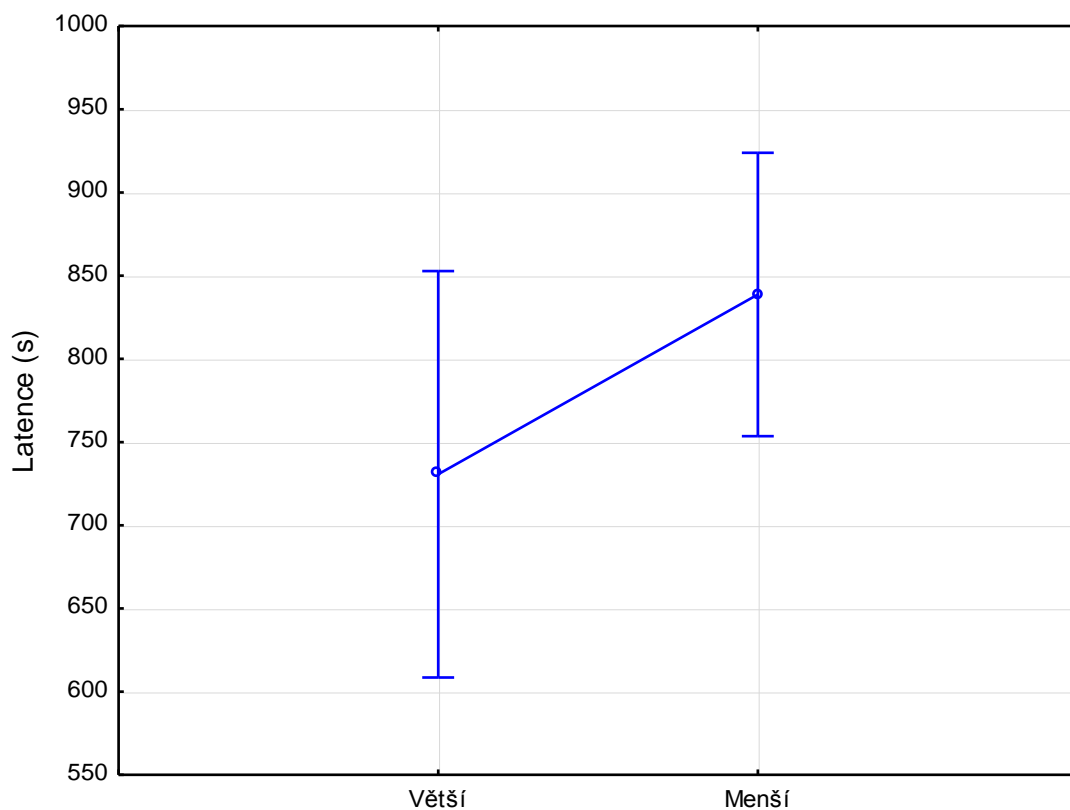
Graf 3. Průměrné hodnoty s kofidenčním intervalem pro celkové trvání užívání projevu Nuchal crest u větších a menších samců.

U větších samců se také vyvýšená kožní řasa objevovala při pozorováních obvykle dříve ($699,47 \pm 295$ vteřin) než u samců menších ($808,65 \pm 183,58$ vteřin) (viz Graf 4).



Graf 4. Průměrné hodnoty s kondfidenčním intervalem pro dobu, kdy byl poprvé užit projev Nuchal crest u větších a menších samců.

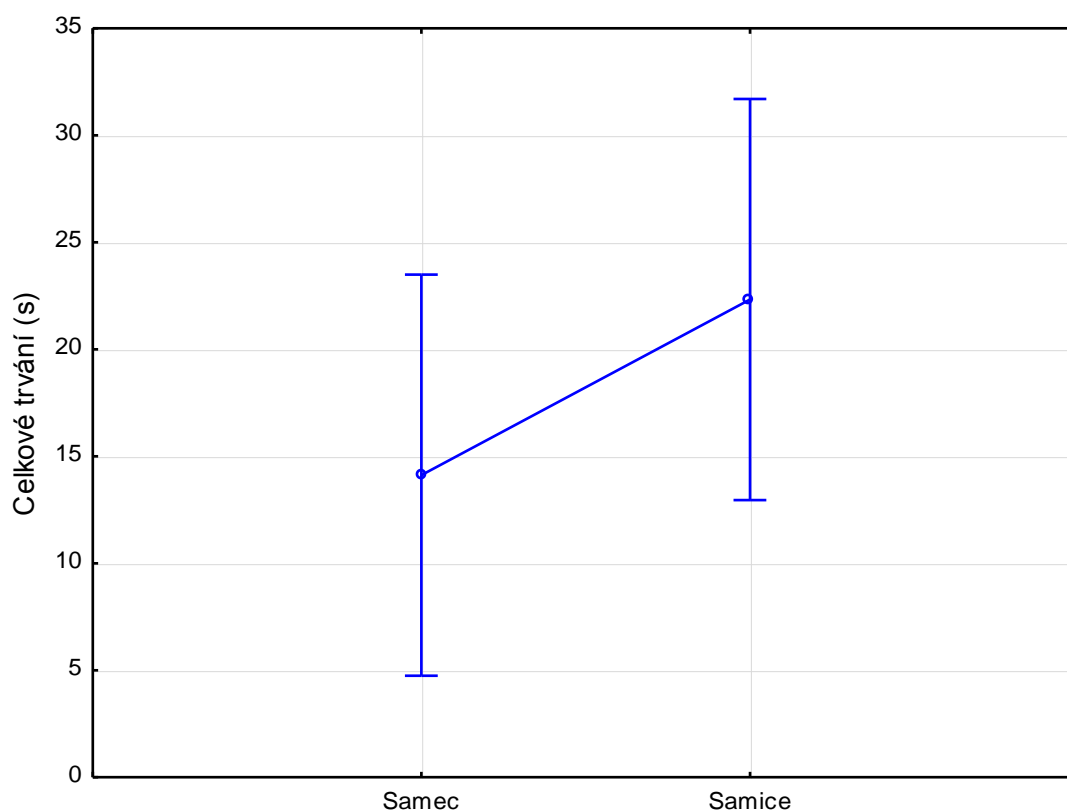
Rozdíl velikostí se dále ukázal jako statisticky významný pro míru užívání projevu Extended throat při veličině latence ($F= 5,0730$; $DF= 1$; $p= 0,040$). U větších samců docházelo ke zvětšení profilu hrdla dříve ($730,64 \pm 278,53$ vteřin) než u menších samců ($838,66 \pm 160,99$ vteřin) (viz Graf 5).



Graf 5. Průměrné hodnoty s kondfidenčním intervalem pro dobu, kdy byl poprvé užit projev Extended throat u větších a menších samců.

4.3 Vliv pohlaví předkládaného jedince na užívání vybraných projevů domácími samci

Vliv pohlaví předkládaného jedince se ukázal jako statisticky významný pro míru užívání projevu Dewlap domácími samci při veličině celkové trvání ($F= 34,64642$; $DF= 1$; $p= 0,002$). Domácí samci uvolňovali hrdelní lalok po celkově delší dobu při kontaktu se samicemi ($22,32 \pm 31,32$ vteřin) než při konfrontaci se samci vetřelci ($14,11 \pm 17,28$ vteřin) (viz Graf 6).



Graf 6. Průměrné hodnoty s koeficientním intervalem pro celkové trvání užívání projevu Dewlap samci při kontaktu se samci a samicemi.

5. Diskuze

5.1 Užívání vybraných projevů při interakci dvou samců

Sledování vlivu teritoriálního postavení samců odhalilo prokazatelný vliv na užívání projevu Headbob C, rozdíl velikostí se pak projevil na míře užívání projevů Nuchal crest a Extended throat. Samci anolise rudokorkého (*Anolis caroliensis*) brání především během období rozmnožování teritoria, která zvyšují jejich šanci na úspěšné páření se samicemi a která zároveň obsahují nutné zdroje k přežití. Při setkání dvou samců proto dochází k nevyhnutelným potyčkám, při kterých jedinci užívají mimo jiné především vizuálních signálů. Simon (2011) ve své práci zjistil, že míra užívání jednotlivých signálů typu Headbob pozitivně ovlivňuje výsledek kompetice mezi dvěma jedinci. Častější kývání hlavou signalizuje druhému samci fyzickou zdatnost a výdrž. Míra užívání jednotlivých signálů může být také do jisté míry ovlivněna předchozí zkušeností jedince. Garcia a kol. (2012) udává, že vliv výsledku první kompetice nemá vliv na výsledek kompetice následující. Samec, který prohrál svůj první souboj, má stejné šance v následujícím souboji jako samec, který z něj vyšel vítězně. Nicméně Forster a kol. (2005) ve své práci uvádí, že jsou si samci anolise rudokorkého schopni na krátkou dobu (méně než 10 dní) zapamatovat výsledek předchozí kompetice s identickým samcem. V případě předchozí prohry jsou pak takoví samci při následujícím setkání se stejným samcem vůči němu méně agresivní, a tudíž se u nich snižuje užívání vizuálních signálů, spjatých běžně právě s kompeticí. Jednotlivé unikátní dvojice samců (M1 a M2, M1 a M3 atd.) k sobě sice byly v průběhu pokusu, prováděného v této práci, připuštěny dvakrát, nicméně časové rozmezí mezi jednotlivými pozorováními bylo stanoveno tak, aby se takové možnosti zapamatování předchozích výsledků poměřování zabránilo. Zároveň bylo u příbuzného druhu, anolise hnědého, prokázáno, že samci, jejichž teritoria spolu sousedí, jsou vůči sobě méně agresivní než vůči neznámým jedincům (McMann et Paterson 2012). Projevení tohoto fenoménu bylo zabráněno umístěním kusů lepenky mezi jednotlivá sousedící terária.

Vliv teritoriálního postavení na míru užívání vizuálních projevů, tedy na výměnu vizuálních signálů mezi vlastníkem teritoria a vetřelcem, se z testovaných projevů podařilo prokázat pouze u projevu Headbob C. Headbob C je jeden z užívaných vzorů kývání hlavou s úklonem, který začíná jedním velkým, hlubokým

kývnutím. Domácí samci projev Headbob C užívali po celkově delší dobu a přistupovali k jeho užití dříve než vetřelci, frekvence užívání však ovlivněna teritoriálním statusem nebyla. McMann (2000) sice uvádí, že jedinci, kteří byli vlastníkem teritoria, vykazovali vyšší míru užívání všech projevů typu Headbob, nicméně samci, které ve svém pokusu použil jako domácí, byli vlastníky teritoria pouze jeden den. V případě mého pokusu byli všichni samci vlastníky teritorií po dobu více než čtyř měsíců. Pro zbývající projevy se vliv teritoriálního statusu ukázal jako neprůkazný, domácí samci užívali tyto projevy stejnou měrou jako samci, kteří byli v daný moment považováni za vetřelce. Výsledky tedy naznačují, že samci spíše než na domovskou výhodu spoléhají na vlastní schopnost soupeřit a dle toho i signalizovat.

Existují studie, které poukazují na fakt, že větší a mohutnější samci bývají na vrcholu hierarchického žebříčku (Tokarz 1985) a že velikost velkou měrou ovlivňuje výsledek kompetice dvou samců (Jenssen et al. 2005). Ne všichni se však v otázce vlivu velikosti na potenciální výsledek kompetice shodují. Například Summers a Greenberg (1994) nenašli žádnou podporu pro toto tvrzení a to i přes fakt, že během jejich testování se rozdíl velikostí pokusných samců *Anolis carolinensis* v některých případech vyšplhal až na více jak čtyřicet procent. Velikost jedince či rozměr těch částí těla, které jsou užívány při teritoriální obraně, hrají podstatnou roli při poměrování dvou samců. Tokarz (1985) ve své studii zjistil, že větší samci příbuzného druhu, anolise hnědého (*Norops sagrei*), signalizovali svým menším protějškům výrazně častěji. K podobným výsledkům došli i Lovern a Jenssen (2001) u juvenilních jedinců. Vanhooydonck a kol. (2005) a dvojice Henningsen a Irschick (2011) zjistili pozitivní korelaci mezi velikostí hrdelního laloku a silou skusu u anolise rudokrkého. Tato spojitost se pak ukázala jako jeden z hlavních faktorů, ovlivňujících výsledek kompetice mezi dvěma jedinci. Menší samci se soubojům s většími vyhýbají (Aragón et al. 2005, Steffen et Guyer 2014). Rozdíl velikostí testovaných jedinců byl proto jedním ze sledovaných faktorů v tomto pokusu s cílem zjistit, zda velikostní výhoda ovlivňuje míru užívání jednotlivých projevů. Při mých pokusech se rozdíl velikostí ukázal jako výrazný faktor jak pro celkovou dobu užívání projevu Nuchal crest, tak i pro jeho časnější užívání od začátku pozorování. Druhým projevem, který byl pozitivně ovlivněn rozdílem velikostí, byl projev Extended throat, kdy větší samci počali užívat tohoto znaku dříve než samci menší. Jak projev Nuchal crest, tak především projev Extended throat se objevují u kompetujících samců v pokročilém stádiu poměrování,

tedy v době, kdy už jsou vůči sobě samci poměrně agresivní (Scott 1984). Avšak práce, která by zmiňovala spojitost mezi užíváním těchto znaků a rozdílů velikostí komeptujících jedinců, chybí. Ve zbývajících projevech se nepodařilo objevit statisticky významné rozdíly v užívání. Rozdíl velikostí tak možná hraje roli pro celkovou schopnost jedince udržet teritorium, na užívání většiny vizuálních signálů však na základě mých výsledků velikost jedince nemá výrazný vliv.

Kombinovaný vliv rozdílu velikostí a teritoriálního statusu se nepodařilo prokázat ani u jednoho z vybraných projevů.

5.2 Vliv pohlaví předkládaného jedince na užívání vybraných projevů chování domácími samci

Jsou známy případy, kdy jeden druh projevu je tímž samým druhem užíván v rámci více kontextů. Příkladem může být užívání pestře zbarveného peří u ptáků (Peek 1972, Smith 1972, Ligon et al. 1990, Zuk et al. 1990, Petrie et al. 1991, Penteriani et al. 2007), morfologických adaptací, např. u ryb (Basolo 1990, Benson et Basolo 2006) apod. Takovéto projevy pak slouží jak k obraně teritoria, tak při dvoření samicím. U anolisů rudokrkých jsou těmito vícekontextovými projevy tři typy kývání hlavou – Headbob A, B a C (Lovern et al. 1999) a projev Dewlap, tedy uvolnění hrdelního laloku (Crews, 1975, Decourcy et Jenssen 1994, Lovern et al. 1999). Druhým úkolem tedy bylo zjistit, zda-li vliv pohlaví jedince, předkládaného k domácímu samci, ovlivní jeho signalizaci vůči předkládaným jedincům. Moje pozorování odhalila vliv pohlaví předkládaného jedince na výsledné užívání projevu Dewlap. Samci, ke kterým byla samice umístěna do terária, vystavovali svůj hrdelní lalok po celkově delší dobu, než při kontaktu se samci. K podobným výsledkům došel i Simon (2011), který prováděl svůj výzkum na příbuzném druhu, anolisi hnědém (*Norops sagrei*). Z této práce by vyplývalo, že samci projevu Dewlap při setkání se samicemi přikládají větší význam ve srovnání se zbývajícimi projevy. Nicméně více autorů (Orell et Jenssen 2003, Laivilaux et Irschick 2006) nepovažuje projev Dewlap jako významný činitel při samiččím výběru. Laivilaux a Irschick (2006) navíc uvádí, že při jejich pokusech samci užívali tohoto projevu v kontaktu se samicemi zřídka. Zvýšené užívání projevu Dewlap vůči samicím však může působit stimulativně na ochotu se pářit (Simon 2011). U zbývajících zkoumaných projevů, Headbobu A, B a C, se nepodařilo prokázat signifikantní rozdíl užívání těchto projevů. To koresponduje s poznatky z práce,

předložené Lovernem a kol. (1999), kdy byli předmětem pokusu dospělí jedinci anolise rudokrkeho a do jisté míry i s výsledky Loverna a Jenssena (2001), kteří pokusy prováděli na juvenilních jedincích. Jak dospělí, tak juvenilní jedinci, užívali těchto projevů stejnou měrou, nezávisle na situaci, ve které se nacházeli. Stejně tak Orrell a Jenssen (2003) uvádí, že Headbob A, B i C jsou užívány nezávisle na kontextu dané situace. Je tedy zřejmé, že žádný ze tří typů kývání hlavou není samci užíván specificky za určité situace.

6. Závěr

Cílem práce bylo zjistit, zda-li se míra užívání jednotlivých projevů liší v závislosti na rozdílu velikostí a teritoriálním postavení dvou soupeřících samců, vlastníkem teritoria a vetřelcem a zda-li je míra užívání jednotlivých projevů u samců ovlivněna pohlavím jedince, se kterým jsou samci konfrontováni.

Vliv teritoriálního postavení se podařilo prokázat pro užívání projevu Headbob C pro veličiny celkové trvání a latence. Rozdíl velikostí se ukázal jako významný pro užívání projevů Nuchal crest při veličinách celkové trvání a latence a dále pro projev Extended throat při veličině latence. Vliv pohlaví předkládaného jedince ukázal jako významný pro užívání projevu Dewlap. Zbývající projevy nebyly ovlivněny žádným z výše zmíněných faktorů.

7. Citace

Aragón, P., López, P. & Martín, J. 2006. Roles of male residence and relative size in the social behavior of Iberian rock lizards, *Lacerta monticola*. Behavioral Ecology & Sociobiology 59: 762-769

Basolo, A. L. 1990. Female preference predates the evolution of the sword in swordtail fish. Science 250: 808-810

Bennet, A. T. D., Cuthill, I. C., Partridge, J. C. & Maier, E. J. 1996. Ultraviolet vision and mate choice in zebra finches. Nature 380: 433-435

Benson, K. E. & Basolo, A. L. 2006. Male-male competition and the sword in male swordtails, *Xiphophorus helleri*. Animal Behaviour 71: 129-134

Berglund, A., Bisazza, A. & Pilastro, A. 1996. Armaments and ornaments: an evolutionary explanation of traits of dual utility. Biological Journal of the Linnean Society 58: 385-399

Brenowitz, E. A. & Rose, G. J. 1994. Behavioural plasticity mediates aggression in choruses of the Pacific tree frog. Animal Behaviour 47: 633-641

Brown, P. R. & Echternacht, A. C. 1991. Interspecific behavioral interaction of adult male *Anolis sagrei* and grey-throated *Anolis carolinensis* (Sauria: Iguanidae): A preliminary field study. In: Mayer, G. C. & Losos, J. B. (ed.): Anolis newsletter IV. The Museum of Comparative Biology, Cambridge. 21-30

Brick, O. 1998. Fighting behaviour, vigilance and predation risk in the cichlid fish *Nannacara anomala*. Animal Behaviour 56: 309-317

Burghardt, B. 1964. Effects of prey size and movement on the feeding behavior of the lizards *Anolis carolinensis* and *Eumeces fasciatus*. Copeia 1964: 576-578

Burmeister, S., Wilczynski, W. & Ryan, M. J. 1999. Temporal call changes and prior experience affect graded signalling in the cricket frog. Animal Behaviour 57: 611-618

Calsbeek, R. & Sinervo, B. 2002. The ontogeny of territoriality during maturation. *Oecologia* 132: 468-477

Conant, R. & Collins, J. T. 1998. *A Field Guide to Reptiles & Amphibians: Eastern and Central North America*. Houghton Mifflin Harcourt. 616 pp.

Conrad, J. L. & Norell, M. A. 2007. A complete late cretaceous Iguanian (Squamata, Reptilia) from the Gobi and identification of a new iguanian clade. *American Museum Novitates* 3584: 1-47

Crandell, K., Autumn, K. & Herrel, A. 2010. Frictional adhesion and toe pad micro-morphology of mainland *Anolis*. In: Mahler, L., Herrel, A. & Losos, J. B. (ed.): *Anolis newsletter VI*. The Museum of Comparative Biology, Cambridge. 23-27

Crews, D. 1975. Effects of different components of male courtship behaviour on environmentally induced ovarian recrudescence and mating preferences in the lizard, *Anolis caroliensis*. *Animal Behaviour* 23: 349-356

Datta, P. M. & Ray, S. 2006. Earliest lizard from the late triassic (Carnian) of India. *Journal of Vertebrate Paleontology* 26: 795-800

Decarvalho, T. N., Watson, P. J. & Field, S. A. 2004. Costs increase as ritualized fighting progresses within and between phases in the sierra dome spider, *Neriene litigiosa*. *Animal Behaviour* 68: 473-482

Decourcy, K. R. & Jenssen, T. A. 1994. Structure and use of male territorial headbob signals by the lizard *Anolis caroliensis*. *Animal Behaviour* 47: 251-262

Duellman, W. & Schwartz, A. 1958. Amphibians and reptiles of southern Florida. *Bulletin of the Florida State Museum* 3: 181-324

Dunn, M., Copelston, M. & Workman, L. 2004. Trade-offs and seasonal variation in territorial defence and predator evasion in the European Robin *Erithacus rubecula*. *Ibis* 146: 77-84

Ethridge, R. 1960. The relationship of the Anoles (Reptilia: Sauria: Iguanidae): an interpretation based on skeletal morphology. University of Michigan

Forster, G. L., Watt, M. J., Korzan, W. J., Renner, K. J. & Summers, C. H. 2005. Opponent recognition in male green anoles, *Anolis caroliensis*. *Animal Behaviour* 69: 733-740

Gao, K. & Norell, M. A. 2000. Taxonomic composition and systematics of late cretaceous lizard assemblages from Ukhaa Tolgod and adjacent localities, Mongolian Gobi desert. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 249: 1-118

Garcia, M. J., Paiva, L., Lennox, M., Sivaraman, B., Wong, S. C. & Earley, R. L. 2012. Assessment strategies and the effects of fighting experience on future contest performance in the green anole lizard (*Anolis carolinensis*). *Ethology* 118: 821-834

Gardner, K. E., Seeley, T. D. & Calderone, N. W. 2008. Do honeybees have two discrete dances to advertise food sources? *Animal Behaviour* 75: 1291-1300

Glor, R. E., Losos, J. B. & Larson, A. 2005. Out of Cuba: overwater dispersal and speciation among lizards in the *Anolis carolinensis* subgroup. *Molecular Ecology* 14: 2419-2432

Goris, R. C. & Maeda, N. 2005. Guide to the Amphibians and Reptiles of Japan. Krieger Publishing Company. Malabar, Florida. 285 pp.

Greenberg, N. 2003. Sociality, stress and the corpus striatum of the green anolis lizard. *Physiology & Behavior* 79: 429-440

Henningsen, J. P. & Irschick, D. J. 2012. An experimental test of the effect signal size and performance capacity on dominance in the green anole lizard. *Functional Ecology* 26: 3-10

Herrel, A., Vanhooydonck, B. & Joachim, R. 2004. Frugivory in polychrotid lizards: effects of body size. *Oecologia* 140: 160-168

- Hunt, S., Cuthill, I. S., Bennet, A. T. D. & Griffiths, R.. 1999. Preferences for ultraviolet partners in the blue tit. *Animal Behaviour* 58: 809-815
- Jacobs, G. H. 1992. Ultraviolet vision in vertebrates. *American Zoologist* 32: 544-554
- Jakobsson, S., Brick, O. & Kullberg, C. 1995. Escalated fighting behaviour incurs increased predation risk. *Animal Behaviour* 49: 235-239
- Jenssen, T. A., Decourcy, K. R. & Congdon, J. D. 2005. Assessment in contests of male lizard (*Anolis caroliensis*): how should smaller males respond when size matters? *Animal Behaviour* 69: 1325-1336
- Johnsen, T. S. 1998. Behavioural correlates of testosterone and seasonal changes of steroids in red-winged blackbirds. *Animal Behaviour* 55: 957-965
- Jordan, N. J. 2007. Scent-marking investment is determined by sex and breeding status in meerkats. *Animal Behaviour* 74: 531-540
- Lacey, E. A. & Wieczorek, J. R. 2001. Territoriality and male reproductive success in arctic ground squirrels. *Behavioural Ecology* 12: 626-632
- Leuck, B. E. 1995. Territorial defense by male green anoles: an experimental test of the roles of residency and resource quality. *Herpetological Monographs* 9: 63-74
- Ligon, J. D., Thornhill, R., Zuk, M. & Johnson, K. 1990. Male-male competition, ornamentation and the role of testosterone in sexual selection in red jungle fowl. *Animal Behaviour* 40: 367-373
- Lloyd, J. E. 1975. Aggressive mimicry in *Photuris*: Firefly femmes fatales. *Science* 197: 452-453
- Longpre, K. M., Koepfinger, M. E. & Katz, L. S. 2011. Female goats use courtship display as an honest indicator of male quality. *Hormones and Behaviour* 60: 505-511

Lovern, M. B. & Jenssen, T. A. 2001. The effects of context, sex, and body size on staged social interactions in juvenile male and female green anoles (*Anolis caroliensis*). *Behaviour* 138: 1117-1135

Lovern, M. B., Jenssen, T. A., Orrell, K. S. & Tuchak, T. 1999. Comparison of temporal display structure across contexts and populations in male *Anolis caroliensis*: signal stability or lability? *Herpetologica* 55: 222-234

Malo, A. F., Roldan, E. R. S., Garde, J., Solder, A. J. & Gomendio, M. 2005. Antlers honestly advertise sperm production and quality. *Proceedings of the Royal Society B*: 149-157

McMann, S. 2000. Effects of residence time on displays during territory establishment in a lizard. *Animal Behaviour* 59: 513-522

McMann, S. & Paterson, A. V. 2012. Display behavior of resident brown anole (*Anolis carolinensis*) during close encounters with neighbors and non-neighbors. *Herpetological Conservation and Biology* 7: 27-37

Mey, J. L. 2009. *Concise encyclopedia of pragmatics*. Elsevier. 1164 pp.

Milner, R. N., Jennions, M. D. & Backwell, P. R. 2012. Keeping up appearances: male fiddler crab wave faster in crowd. *Biology Letters* 8: 176-178

Nicholson, K. E., Crother, B. I., Guyer, C. & Savage, J. M. 2012. It is time for new classification of anoles (Squamata: Dactyloidae). *Zootaxa* 3477: 1-108

Nie, Y., Swaisgood, R. R., Zhang, Z., Hu, Y., Ma, Y. & Wei, F. 2012. Giant panda scent-marking strategies in the wild: role of season, sex and marking surface. *Animal Behaviour*: 39-44

Okochi, I., Yoshimura, M., Abe, T. & Suzuki, H. 2006 High population densities of an exotic lizard, *Anolis carolinensis* and its possible role as pollinator in the Ogasawara Islands. *Bulletin of FFPRI* 5: 265-269

Oliveira, R. F. & Custódio, M. R. 1998. Claw size, waving display and female choice in the European fiddler crab, *Uca tangeri*. *Ethology Ecology & Evolution* 10: 241-251

Orrell, K. S. & Jenssen, T. A. 2003. Heterosexual signalling by the lizard *Anolis caroliensis*, with intersexual comparisons across contexts. *Behaviour* 140: 603-634

Partridge, J. C. & Cuthill, I. C. 2010. Animal Behaviour: Ultraviolet fish faces. *Current Biology* 20: 318-320

Peek, F. W. 1972. An experimental study of the territorial function of vocal and visual display in the male red-winged blackbird (*Agelaius phoeniceus*). *Animal Behaviour* 20: 112-118

Penteriani, V., Delgado, M. del M., Alonso-Alvarez, C. & Sergio, F. 2007. The importance of visual cues for nocturnal species: eagle owls signal by badge brightness. *Behavioral Ecology* 18: 143-147

Petrie, M., Halliday, T. & Sanders, C. 1991. Peahens prefer peacocks with elaborate trains. *Animal Behaviour* 41: 323-331

Pregill, G. K. 1999. Eocene lizard from Jamaica. *Herpetologica* 55: 157-161

Robel, R. J. 1966. Booming territory size and mating success of the greater prairie chicken (*Tympanuchus cupido pinnatus*). *Animal Behaviour* 14: 328-331

Ruby, D. E. 1978. Seasonal changes in the territorial behaviour of the Iguanid lizard *Sceloporus jarrovi*. *Copeia* 1978: 430-438

Schwartz, A. M., Baird, T. A. & Timanus, D. K. 2007. Influence of age and prior experience on territorial behavior and cost of defense in male collared lizards. *Ethology* 113: 9-17

Scott, M. P. 1984. Agonistic and courtship displays of male *Anolis sagrei*. *Brevoria* 49: 1-22

Shelford, V. E. 1963. The Ecology of North America. University of Illinois. Urbana. 610 pp.

Siebeck, U. E. 2004. Communication in coral reef fish: the role of ultraviolet colour patterns in damselfish territorial behaviour. *Animal Behaviour* 68: 273-282

Simon, V. B. 2011. Communication signal rates predict interaction outcome in the brown anole lizard, *Anolis sagrei*. *Copeia* 2011: 38-45

Smith, D. G. 1972. The role of the epaulets in the red-winged blackbird, (*Agelaius phoeniceus*) social system. *Behaviour* 41: 251-268

Smith, J. M. & Parker, G. A. 1976. The logic of asymmetric contest. *Animal Behaviour* 24: 159-175

Smith, K. T. 2009. Eocene lizards of the clade Geiseltaleillus from Messel and Geiseltal, Germany, and the early radiation of Iguanidae (Reptilia: Squamata). *Bulletin of the Peabody Museum of Natural History* 50: 219-306

Smith, K. T. 2011. The evolution of mid-latitude faunas during the Eocene: late Eocene lizards of the Medicine Pole Hills reconsidered. *Bulletin of the Peabody Museum of Natural History* 52: 3-105

Stamps, J. A. & Krishnan, V. V. 1994. Territory acquisition in lizards: I. First encounters. *Animal Behaviour* 47: 1375-1385

Stamps, J. A. & Krishnan, V. V. 1994. Territory acquisition in lizards: IV. Obtaining high status and exclusive home ranges. *Animal Behaviour* 55: 461-472

Steffen, J. E. & Guyer, C. G. 2014. Display behaviour and dewlap colour as predictors of contest success in brown anoles. *Biological Journal of the Linnean Society* 111: 646-655

Summers, C. H. & Greenberg, N. 1994. Somatic correlates of adrenergic activity during aggression in the lizard, *Anolis carolinensis*. *Hormones and Behavior* 28: 29-40

Taylor, J. D. & Hadley, M. E. 1970. Chromatophores and color change in the lizard, *Anolis carolinensis*. *Z. Zellforsch* 104: 282-294

Tokarz, R. R. 1985. Body size as a factor determining dominance in staged agonistic encounters between male brown anoles (*Anolis sagrei*). *Animal Behaviour* 33: 746-753

Tokarz, R. R., McMann, S., Smith, L. C. & John-Alder, H. 2002. Effects of testosterone treatment and season on the frequency of dewlap extensions during male-male interactions in the lizard *Anolis sagrei*. *Hormones and Behaviour* 41: 70-79

Townsend, T. M., Mulcahy, D. G., Noonan, B. P., Sites Jr., J. W., Kuczynski, C. A., Wiens, J. J. & Reeder, T. W. 2011. Phylogeny of iguanian lizards inferred from 29 nuclear loci, and a comparison of concatenated and species-tree approaches for an ancient, rapid radiation. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 61: 363-380

Uetz, P. & Hošek, J. (eds.), The Reptile Database, <http://www.reptile-database.org>, accessed Jan 8, 2014

Valle, L. D. & Alibardi, L. 2010. Forty hard keratin-associated beta-proteins (beta-keratins) allow the formation of all types of scales, adhesive pads and claws in *Anolis carolinensis*. In: Mahler, L., Herrel, A. & Losos, J. B. (ed.): *Anolis newsletter VI*. The Museum of Comparative Biology, Cambridge. 28-32

Vance, T. 1991. Morphological variation and systematics of the green anole, *Anolis carolinensis* (Reptilia: Iguanidae). *Bulletin of the Maryland Herpetological Society* 27: 43-89

Vanhooydonck, B., Herrel, A. Y., Van Dammes, R. & Irschick, D. J. 2005. Does dewlap size predict male bit performance in Jamaican *Anolis* lizards? *Functional Ecology* 19: 38-42

Viera, V. M, Viblanc, V. A., Fillipi-Codaccioni, O. & Côté, S. D. 2011. Active territory defence at a low energy cost in a colonial seabird. *Animal behaviour* 82: 69-76

Wickman, P.-O. 1985. Territorial defense and mating success in males of the small health butterfly *Coenonympha pamphilus*. (Lepidoptera: Satyridae). *Animal Behaviour* 33: 1162-1168

Wirtz, P. 1981. Territorial defence and territory take-over by satellite males in the waterbuck *Kobus ellipsiprymnus* (Bovidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 8: 161-162

Yang, E.-J., Phelps, S. M., Crews, D. & Wilczynski, W. 2001. The effects of social experience on aggressive behavior in the green anole lizard (*Anolis caroliensis*). *Ethology* 107: 777-793

Yoshimura, M. & Okochi, I. 2005. A decrease in endemic odonates in the Ogasawara islands, Japan. *Bulletin of FFPRI* 4: 45-51

Zuk, M., Johnson, K., Thornhill, R. & Ligon, J. D. 1990. Mechanisms of female choice in red jungle fowl. *Evolution* 44: 477:485