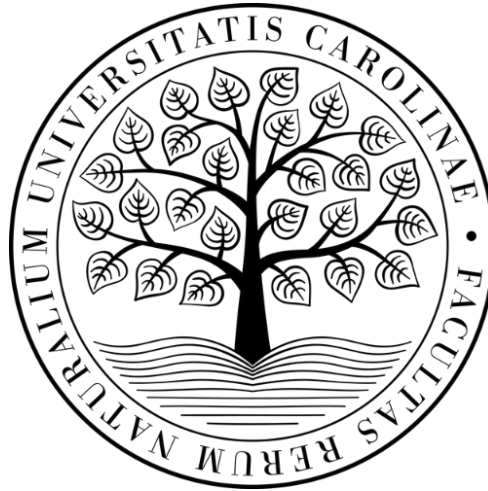


**Univerzita Karlova**  
**Přírodovědecká fakulta**

Studijní program: Biologie se zaměřením na vzdělávání

Studijní obor: UB-BCH



**Marta Sýkorová**

Biogeografie herpetofauny ostrovů Egejského moře  
Biogeography of the herpetofauna of the Aegean Islands

Typ závěrečné práce:

Bakalářská práce

Vedoucí práce: Mgr. Jiří Šmíd, Ph.D.

Konzultant: Mgr. Doubravka Velenská

Praha, 2024

## Prohlášení

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

V Praze, 28.4.2024

Marta Sýkorová

## Poděkování

Chtěla bych moc poděkovat svému školiteli Mgr. Jiřímu Šmídovi, Ph.D. a konzultantce Mgr. Doubravce Velenské za trpělivost, motivaci a vlídnost, se kterou mě mezi sebe přijali. Dále také děkuji rodině, a zejména mamce, za podporu při psaní práce i během celého studia.

## Abstrakt

Biogeografie herpetofauny Egejského moře je v posledních třiceti letech předmětem důkladného zkoumání. V evoluční biologii jsou ostrovy považovány za modelové ekosystémy. Lze na nich pozorovat morfologické, fyziologické a behaviorální změny, označované jako takzvané „ostrovní syndromy“. Vznik těchto syndromů je závislý na velikosti ostrova, jeho vzdálenosti od pevniny a na stáří ostrova. Dále také na hustotě populace, dostupnosti zdrojů a přítomnosti predátorů. Konkrétními projevy těchto syndromů jsou u plazů obývajících Egejské ostrovy: výskyt endemismu, gigantismu a nanismu, barevné změny, častější autotomie ocasu, kanibalismus a potravní specializace. Většina těchto změn je popsána na ještěrkách rodu *Podarcis*, zejména na *Podarcis erhardii*, jelikož je v této oblasti nejrozšířenějším plazem. Druhým velmi rozšířeným, a proto často zkoumaným plazem je *Mediodactylus kotschy*. Ke změnám často dochází na malých ostrovech, jedinci tak bývají porovnáváni s příslušníky stejného druhu z většího ostrova nebo z pevniny. Výskyt endemitů je významně vyšší na ostrovech, které jsou déle odděleny od pevniny. Vznik gigantismu a nanismu nejvíce ovlivňuje predace, vnitrodruhová nebo mezidruhová kompetice a množství ptačích kolonií na ostrově. Přítomnost ptačích kolonií zajišťuje plazím druhům přísun živin, kterých je na ostrovech obecně nedostatek. Důsledkem bývá vyšší hustota populace, což zapříčiňuje druhovou kompetici a agresivitu, a tak i častější autotomii ocasu. Jednou z reakcí na agresivitu a predaci obecně je změna velikosti (ať už zmenšení těla pro snazší vyhledání úkrytu nebo zvětšení a pojídání menších jedinců). Vliv těchto faktorů tedy působí jinak na různých ostrovech a na různé druhy, proto jsou zde popsány zvlášť konkrétní případy.

### Klíčová slova

Egejské moře, ostrovní syndromy, endemismus, gigantismus, nanismus, vnitrodruhová kompetice, *Podarcis erhardii*

## **Abstract**

In the last thirty years, the biogeography of the herpetofauna of the Aegean Sea has been the subject of thorough research. In evolutionary biology, islands are considered to be model ecosystems. Morphological, physiological and behavioral changes in some species can be observed on them. These changes are described as so-called "island syndromes". The occurrence of these syndromes depends on the size of the island, its distance from the mainland and the age of the island as well as on population density, availability of resources and presence of predators. The specific manifestations of these syndromes in reptiles of the Aegean islands are: the occurrence of endemism, gigantism and dwarfism, color changes, more frequent tail autotomy, cannibalism and food specialization. Most of these changes are described in lizards of the *Podarcis* genus, especially on *Podarcis erhardii*, as it is the most widespread reptile in this area. The second very widespread and therefore often researched reptile is *Mediodactylus kotschyi*. Changes often take place on small islands, so individuals tend to be compared with members of the same species from a larger island or mainland. The number of endemic species is significantly higher on islands that are longer separated from the mainland. The existence of gigantism and dwarfism is mostly influenced by predation, intraspecific or interspecific competition and the number of bird colonies on the island. The presence of bird colonies provides reptile species with nutrients that are generally lacking on islands. The consequence is a higher population density, which causes species competition and aggressiveness, and thus more frequent tail autotomy. One of the responses to aggression and predation in general is a change in body size (either shrinking the body to make it easier to find shelter or getting bigger and eating smaller individuals). The influence of these factors is different on different islands and in different species, which is why specific cases are described here.

## **Key words**

Aegean islands, island syndromes, endemism, gigantism, dwarfism, intraspecific competition, *Podarcis erhardii*

# Osnova

1	Úvod.....	7
2	Egejské moře.....	9
2.1	Geografie a geologie.....	9
2.2	Klima.....	10
2.3	Paleogeografie ostrovů v Egejském moři .....	10
3	Herpetofauna.....	13
3.1	Ostrovní syndromy .....	13
3.1.1.	Endemismus .....	13
3.1.2.	Gigantismus a nanismus.....	18
3.1.3.	Vnitrodruhová kompetice .....	18
3.2	Vybrané případy ostrovních syndromů u druhů na různých Egejských ostrovech.....	19
3.2.1.	<i>Podarcis gaigeae</i> na Skyrosu a sousedních ostrovech .....	19
3.2.2.	<i>Podarcis erhardii</i> a <i>Mediodactylus oertzeni</i> na ostrově Plakida.....	20
3.2.3.	Morfologické a behaviorální změny u druhu <i>Mediodactylus kotschy</i> .....	22
3.2.4.	Velikost snůšky <i>Podarcis milensis</i> .....	24
3.2.5.	Potravní preference a s nimi spojené morfologické změny.....	25
3.2.6.	Reakce na predaci na ostrově Naxos .....	25
4	Závěr .....	27
	Literatura .....	29

# 1 Úvod

K ostrovní biogeografii se vědci už dlouho obracejí jako ke zdroji inspirace a poznání. Tyto přírodní modelové systémy nám umožňují sledovat mnoho zajímavých evolučních vlivů, na základě kterých můžeme předvídat vzorce chování, migrace, speciace a vymírání druhů. Ty nejznámější z nich popsal ve své práci už Charles Darwin a svět tak zaměřil svou pozornost na ostrovy jako zdroj poznání evoluce. V roce 1967 představil Robert McArthur a Edward O. Wilson rovnovážnou teorii ostrovní biogeografie, ve které rámcově popsali dodnes studované ostrovní jevy a na které je dnes valná část prací založena (Whittaker et al., 2017). Základem této teorie je tzv. rovnovážný model, který dává do vztahu imigraci a extinkci druhů. Tento model říká, že čím více je na ostrově druhů, tím spíše bude docházet k extinkci a imigrace nových druhů se výrazně sníží. Rovnováha se tedy nachází mezi počtem přítomných druhů a mírou imigrace a extinkce. Extinkce je dále závislá na velikosti ostrova a jeho vzdálenosti od pevniny. Ať už to byly Darwinovy pěnkavy nebo McArthurovo a Wilsonovo studium tichomořských ostrovů, něco v lidech vzbudilo touhu zkoumat ostrovy, která v nich zůstává dodnes.

Jednou z fascinujících skutečností je, že se na ostrovech nachází disproporční množství světových druhů vzhledem k rozloze pevniny, kterou obývají. 15-20% druhů se vyskytuje pouze na 3,5% světového povrchu (Matthews & Triantis, 2021). Na ostrovech dochází ke vzniku takzvaného ostrovního syndromu. Jedním z typických projevů je výskyt endemismu na větších odlehlých ostrovech (jako jsou třeba proslulí lemuři na Madagaskaru). Další z ostrovních specialit jsou změny velikosti, tedy výskyt gigantismu nebo nanismu, a to při porovnávání endemických druhů napříč ostrovy, ale také při srovnání velikostí jednoho druhu žijícího na ostrovech a na pevnině (Itescu et al., 2018).

Také ostrovy Egejského moře jsou, zejména posledních 30 let, velmi intenzivně zkoumány (Hausdorf & Hennig, 2005; Poulakakis et al., 2015). Živočichové žijící na těchto ostrovech jsou zajímaví svou izolovaností od zbytku světa. Herpetofauna je zde druhově bohatá, řada výzkumů se proto zaměřuje právě na ni. Pokud u ostrovních druhů nedošlo k extinkci, lze komentovat jejich specializaci na prostředí, nebo naopak proč se podobají pevninským druhům. Mimo výše zmíněné jevy je zkoumána i vnitrodruhová kompetice, výskyt kanibalismu, změny zbarvení a potravní speciace.

Tato bakalářská práce by měla shrnovat dosavadní poznatky o herpetofauně Egejských ostrovů. Zaměří se zejména na porovnání morfologických a behaviorálních změn napříč ostrovy a porovnání změn u druhů vyskytujících se na ostrovech i na pevnině.



## 2 Egejské moře

### 2.1 Geografie a geologie

Egejské moře je oblast plynule navazující na Středozemní moře: na severu a na západě ohraničené Řeckem, na východě Tureckem a Černým mořem a ostrov Kréta lze považovat za hranici na jihu. Rozloha Egejského moře od Řecka po Krétu činí 215 000 km<sup>2</sup>. Nejhlubší část moře se nachází na východní straně Kréty, kde hloubka dosahuje 3,5 km (Encyclopaedia Britannica (2024): Aegean Sea).

Nachází se zde přes 9 800 řeckých ostrovů, ze kterých je nejméně 100 neobydlených a z nichž pouze 410 přesahuje rozlohu 1 km<sup>2</sup> (Blondel, 2010; Poulakakis et al., 2015; Trichas et al., 2008; Valakos, 2008). Běžně se ostrovy dělí do sedmi skupin. Ze severu na jih jsou to: Ostrovy Thráckého moře (například Thásos a Lemnos), východní Egejské ostrovy (například Lesbos, Chios, Sámos), Severní Sporadské ostrovy (s velkým ostrovem Skyros), Kykladské ostrovy (například ostrov Paros, Naxos a Thera), Sarónské ostrovy (složené ze sedmi větších ostrovů, například Hydra a Poros), Dodekanéské ostrovy neboli Jižní Sporadské ostrovy (skupina dvanácti ostrovů, největším z nichž je Rhodos) a ostrov Kréta. Jedná se o převážně hornaté ostrovy s členitým pobřežím. Na severních ostrovech se typicky nachází více dřevin než na jihu (výjimkou je ostrov Rhodos). Na velkých ostrovech, jako je například Kréta, Rhodos a Lesbos, lze nalézt i upravené pláně, většina ostrovů je ale spíše kamenitých a pustých. Toto typicky vystihuje skupinu Kykladských ostrovů (Encyclopaedia Britannica (2024): Aegean Sea).

Ostrovy jsou sopečného původu. V jižní části Egejského moře se vyskytuje tzv. Santorínský vulkanický komplex. Oblast je stále seismicky aktivní. Například na ostrově Thera (Santorini), se nachází vulkán, který byl aktivní ještě v roce 1925. Ostrovy jsou pokryty pískovcem a vápencem, půda je proto zásaditější a dochází zde ke vzniku krasových jevů. Sopečná půda je velmi úrodná. Množství flóry a fauny je tedy úzce spojeno i s podložím konkrétního ostrova (Blondel, 2010; Poulakakis et al., 2015).



Obrázek 1: Ostrovy Egejského moře (Encyclopaedia Britannica (2024): Aegean Sea)

## 2.2 Klima

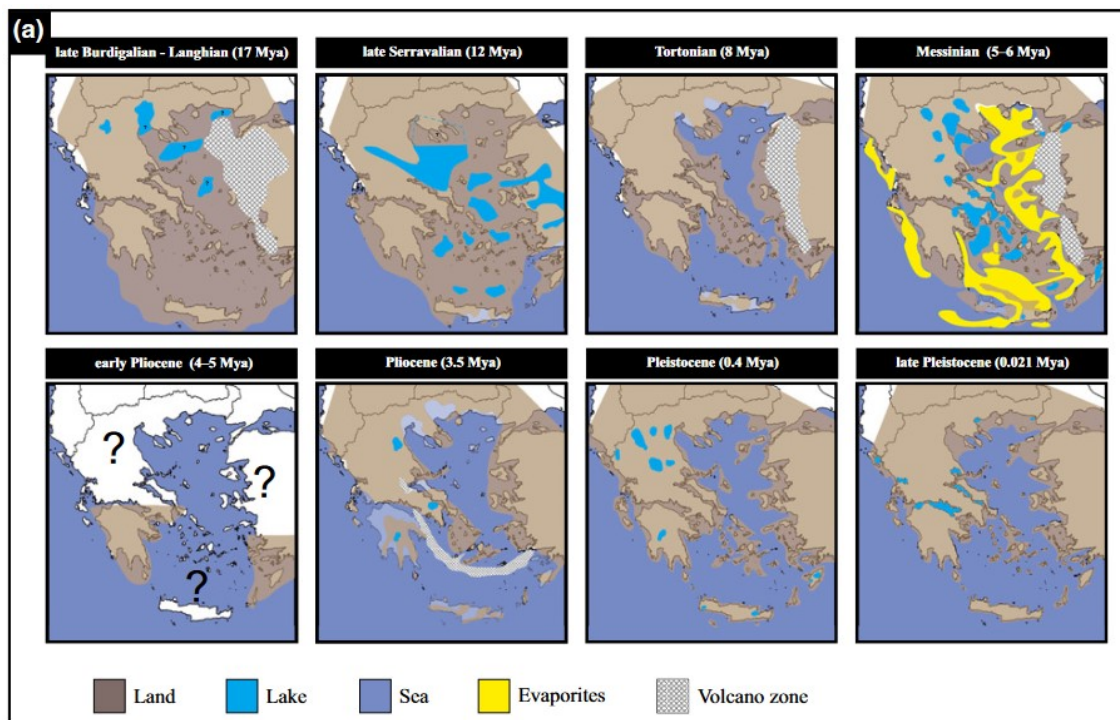
Na Egejských ostrovech panuje středomořské klima. Léto bývá teplé a suché s teplotou okolo 33°C. Teplota je nižší než v tomto období v Řecku nebo v Turecku, díky moři, které ostrovy ochlazuje. Léto může na ostrovech trvat až 7 měsíců a vzhledem k ojedinělosti srážek bývá v tomto období nouze o vodu. Pro růst rostlin je tedy zásadní hlavně jaro a podzim. Zima je chladnější a často prší. Průměrná teplota se pohybuje kolem 12°C. Sníh zde padá spíše výjimečně (Blondel, 2010). V zimě je teplota na ostrově Kréta průměrně o 8°C stupňů nižší než v Řecku. Záleží také na nadmořské výšce. Ve výšce 1 000 metrů nad mořem je přibližně evropské klima (Valakos, 2008). Z pevniny přichází každé léto ohrátý vítr, který zajišťuje zejména Kykladským ostrovům dobré a stálé počasí (Blondel, 2010).

## 2.3 Paleogeografie ostrovů v Egejském moři

Pro pochopení vztahu ostrovů k pevnině je důležité vzít v úvahu jejich geografickou historii. Až do období středního Miocénu (před 23-12 miliony let) byly ostrovy spojené v jednu pevninskou masu. Východní část Egejských ostrovů se oddělila v pozdním Miocénu (před 10-9 miliony let). Následně se díky pohybu litosférických desek oddělilo Středozemní moře od Atlantského oceánu a došlo k takzvané Messinské salinitní krizi

(Blondel, 2010). Středozemní moře začalo vysychat a v okolí ostrovů se tvořily velmi slané pouště, což znovu umožnilo pohyb mezi ostrovy. Výjimku tvořila Kréta, která je obklopena mnohem hlubším mořem než zbytek ostrovů. Kromě extrémně slaných pouští byla obklopena i slanými jezery, která většinou plazů a obojživelníků znemožňovala přesun z ostrova. Před 5,3 miliony let se pevninská hráz oddělující Středozemní moře protrhla, oceán opět zaplavil okolí ostrovů a Kréta se tak definitivně oddělila od pevniny a Kykladských ostrovů. Poté se od pevniny oddělily ostrovy Karpathos a Rhodos. Oba ostrovy se nacházejí na severovýchodě od Kréty a v období raného Pliocénu (před 4-5 miliony let) byly pevninou propojeny s územím dnešního Turecka. Ostrovy se definitivně oddělily od pevniny před zhruba 3,5 miliony let (Poulakakis et al., 2015).

K dalším důležitým událostem došlo v období Pleistocénu (před 2,5-0,1 miliony let), ve kterém přišlo hned několik dob ledových. Během poslední doby ledové byla mořská hladina o zhruba 120 metrů níž než je dnes, mnoho ostrovů tak bylo opět propojeno (Valakos, 2008). Zvířata v důsledku nepříznivého počasí migrovala směrem na jih. Mladší ostrovy (jako je například Lesbos a Lémnos) jsou proto do dnes obecně druhově bohatší. Zároveň se na nich vyskytuje i většina Egejských hadů. Na starších nebo menších ostrovech často docházelo k extinkci. Nachází se zde málo hadů (jelikož se živí dravě a na ostrovech se vyskytuje málo potravy), na druhou stranu zde můžeme nalézt většinu Egejských endemitů (Hausdorf & Hennig, 2005; Itescu et al., 2020). Do dnešní podoby se ostrovy ležící severně od Kréty dostaly před 15 000-8 000 lety (Poulakakis et al., 2015).



Obrázek 2: Oblast Egejského moře od Miocénu po současnost (Poulakakis et al., 2015)

## 3 Herpetofauna

Na ostrovech Egejského moře se nachází celkem 72 známých druhů plazů. Z toho 4 druhy želv, 25 druhů hadů a 37 druhů ještěřů (Bonardi et al., 2022; Lymberakis et al., 2018; Valakos, 2008). Většina z nich se vyskytuje i na pevnině, lze zde ale nalézt i několik endemických druhů. Jak už bylo zmíněno, na ostrovech lze pozorovat různé zajímavé morfologické modifikace či změny v chování jedinců v závislosti na různých faktorech. Mezi nejpočetnější druhy na Egejských ostrovech patří *Podarcis erhardii* a *Mediodactylus kotschy*, proto jsou tyto změny popsány zejména na nich (Lymberakis et al., 2018; Valakos, 2008).

### 3.1 Ostrovní syndromy

Jedním z důvodů, proč jsou ostrovy zajímavé, je výskyt takzvaných „ostrovních syndromů“. Tento pojem popisuje skupinu úkazů, které lze u některých druhů na ostrovech pozorovat. Patří mezi ně častější výskyt endemických druhů, morfologické změny, například změny velikosti nebo zbarvení a v neposlední řadě i změny v chování. Mezi změny v chování patří vnitrodruhová nebo mezidruhová kompetice, například zvýšená agrese, vyšší úteková vzdálenost, častější autotomie ocasu nebo změny v síle stisku čelistí (Losos & Ricklefs, 2009; Whittaker et al., 2017).

#### 3.1.1. Endemismus

Endemické druhy jsou definovány jako druhy, které se přirozeně vyskytují pouze na jednom místě (Matthews & Triantis, 2021). U plazů je prokázán vyšší výskyt endemických druhů na ostrovech, které jsou od pevniny odděleny delší dobu. Na starších ostrovech byl přerušen genový tok dříve než na mladších ostrovech. Separované druhy se tak musely ostrovním podmínkám přizpůsobit (Hammoud et al., 2021).

Na ostrovech Egejského moře se nachází celkem 8 endemických druhů plazů (Bonardi et al., 2022). *Macrovipera schweizeri* je jediným endemickým druhem hada. Vyskytuje se na ostrově Milos a menších ostrovech, které ho obklopují. Je to zavalitý had s výraznou trojúhelníkovou hlavou. Dosahuje délky 1,5 metru. Mívá nevýrazné šedé nebo hnědé zbarvení, občas se ale objevují i červení jedinci (Valakos, 2008). Je jedovatý. Na ostrově je jen velmi málo hlodavců, mláďata se proto živí hlavně

ještěrkami a gekony, případně jejich vejci. Dospělci se pak zaměřují hlavně na ptáky (Nilson et al., 1999).



Obrázek 3: *Macrovipera schweizeri* (Foto D. Jablonski)

Čtyři endemité spadají do rodu *Podarcis* (Lymberakis et al., 2018). Konkrétně se jedná o *P. cretensis*, *P. milensis*, *P. gaigeae* a *P. lewendis*. Rod *Podarcis* je komplexní skupina s velkým areálem rozšíření. Vzhledem k variabilitě a přizpůsobivosti k prostředí se dlouho diskutovalo, zda se na ostrovech jedná pouze o jiné morfologické typy nebo o samostatné endemické druhy. Práce z roku 2003 dělí Egejské *Podarcis* do dvou monofyletických skupin – skupinu *P. tauricus*, do které řadí mimo jiné ještěrky z Milosu a Skyrosu (které už popisuje jako *Podarcis milensis* a *Podarcis gaigeae*), a skupinu *P. erhardii*, pod kterou řadí 2 větve – skupinu ze Sporadských a Kykladských ostrovů a druhou obsahující (mimo pevninské) *Podarcis* na Krétě a ostrově Poréti (Poulakakis et al., 2003). Z dalšího výzkumu vyplynulo, že Balkánský poloostrov v období Miocénu obývala nejspíš pouze skupina *Podarcis tauricus*. V pozdním Miocénu (v období zhruba před 9 miliony lety) se pak z Evropy rozšířila *Podarcis erhardii*, původní skupinu *Podarcis* vytlačila a rozdělila na 2 menší oddělené populace. Východojižní populace byla izolovaná na skupině ostrovů poblíž Milosu a Skyrosu, což dalo vznik druhům *P. milensis* a *P. gaigeae*. V práci se také objevuje první zmínka o možném poddruhu *P. erhardii* vyskytujícím se na Krétě (Poulakakis et al., 2005). Zbylé 2 endemické druhy tohoto rodu popisuje Lymberakis et al. (2008). Práce potvrzuje, že se jedná o monofyletické skupiny. Genová analýza zároveň ukázala, že druhy z Kréty a Poréti nejsou nejbližší příbuzné s *Podarcis erhardii*, ale s *Podarcis peloponnesiacus*. Jedinci vyskytující se na Krétě byli popsáni jako samostatný druh

*Podarcis cretensis* a na ostrově Poréti jako *Podarcis levendis*. Vznik těchto dvou druhů podporuje fakt, že Kréta i ostrov Poréti jsou první ostrovy, které byly oddělené od pevniny (Lymberakis et al., 2008).

*Podarcis milensis* se, jak už název napovídá, vyskytuje hlavně na ostrově Milos. Je to malá robustní ještěrka, kterou lze snadno identifikovat díky výrazným modrozeleným skvrnám po stranách celého těla. Objevuje se na široké škále biotopů včetně zahrad, parků, kamenitých stěn a v okolí silnic (Valakos, 2008). *Podarcis gaigeae* se vyskytuje na ostrově Skyros a jeho satelitních ostrovech. Některé skupiny lze nalézt v blízkosti hnízdišť racků. Na některých ostrovech je u ní zaznamenán výskyt gigantismu (Itescu et al., 2017; Valakos, 2008). *Podarcis cretensis* lze nalézt převážně na západní polovině ostrova Kréta a jemu přilehlých ostrovech (Bonardi et al., 2022). Samci mají na jaře výrazné modré a zelené skvrny po stranách těla (někdy i po celé horní polovině těla) a žlutě až oranžově zbarvený krk. Lze ji pozorovat v nadmořské výšce od 0 až do 2 000 metrů nad mořem (Lymberakis et al., 2008). *Podarcis levendis* je přítomná na ostrovech Prasonisi a Poréti a je to jediný ještěr vyskytující se na těchto ostrovech. Je větší a robustnější než *Podarcis cretensis*. Zbarvením nápadně připomíná *P. peloponnesiacus*, má tedy olivově zelenou hřbetní stranu, modré boky a výrazně oranžovou břišní část (Bonardi et al., 2022; Lymberakis et al., 2008).

A:



B:



C:



D:



Obrázek 4: A) *Podarcis milensis* (Foto R. van Huyssteen); B) *Podarcis gaigeae* (Foto jvdwinden); C) *Podarcis cretensis* (Foto C. Mancini); D) *Podarcis levendis* (Foto B. Trapp). Všechny fotografie podléhají licenci creative commons.

Další dva endemité jsou gekoni *Mediodactylus bartoni* a *Mediodactylus oertzeni*. *Mediodactylus bartoni* byl po prvé popsán v roce 1934 českým herpetologem Otakarem Štěpánkem jako *Gymnodactylus bartoni*. Po dalším studiu byl přerazen jako poddruh *Gymnodactylus kotschyi* a v následujících letech bylo popsáno hned několik dalších poddruhů tohoto druhu. Při podrobné studii těchto poddruhů vyšlo najevo, že *M. bartoni* a *M. oertzeni* jsou ze všech těchto poddruhů od *G. kotschyi* (dnes též rod *Mediodactylus*) nejbzdálenější. Jejich oddělení se odhaduje na období před 11-13 miliony let, tedy v pozdím Miocénu ještě před Messinskou salinitní krizí (Kotsakiozi et al., 2018). Nově také víme o 9 geografických skupinách, které pod rod *M. bartoni* spadají, není ale jasné, jaké fylogenetické vztahy mezi sebou mají (Moravec et al., 2023).

*Mediodactylus bartoni* se nachází na Krétě a v jejím okolí (Bonardi et al., 2022). Je to středně velký gekon s šedým zbarvením. Na menších ostrovech v okolí Kréty ho lze pozorovat v hojných počtech v nízkých nadmořských výškách. Na Krétě se naopak vyskytuje vzácně a převážně v kamenném horském prostředí (až do výšky 1470 m.n.m) (Moravec et al., 2023). *Mediodactylus oertzeni* je menší než *M. bartoni*, má šedé až hnědé zbarvení s hnědými pruhy na zádech. Vyskytuje se pouze na Dodekanéských ostrovech (hlavně na ostrovech Rhodos, Kakos a Karpathos) (Kotsakiozi et al., 2018).



A:



B:



Obrázek 5: A) *Mediodactylus bartoni* (Foto T. Kasiske) B) *Mediodactylus oertzeni* (Foto Segerer). Všechny fotografie podléhají licenci creative commons.

Nejnovějším přírůstkem mezi endemity je *Lacerta citrovittata*. Původně byla díky svému vzhledu popsána jako *Lacerta viridis*. Časem byla přerazena jako poddruh *L. trilineata*. Nedávno byla povýšena na samostatný druh, jehož nejbližší příbuzný není *L. trilineata* ale *L. pamphylica*, endemická ještěrka Turecka (Kornilios et al., 2020). Vyskytuje se na většině Kykladských ostrovů (Bonardi et al., 2022). Samci jsou zelení s nápadně modře zbarvenou hlavou. Samice jsou hnědé s dvěma žlutými pruhy táhnoucími se od hlavy po celé délce těla (Kornilios et al., 2020).



Obrázek 6: *Lacerta citrovittata* (Foto S. Troidl). Fotografie podléhá licenci creative commons.

### 3.1.2. Gigantismus a nanismus

Nejzřetelnější, a tak i nejčastěji popisovanou morfologickou změnou ostrovních populací, je změna velikosti těla některých druhů plazů v porovnání s jejich pevninskými příbuznými. Takzvané ostrovní pravidlo říká, že u velkých druhů dochází ke snížení tělesné velikosti (příkladem může být dnes již vyhynulý trpasličí slon na Sicílii), u malých druhů naopak k jejímu zvýšení (například želvy na Galapágách) (Heaney, 1978; Matthews & Triantis, 2021).

Běžně se předpokládá, že tuto morfologickou změnu ovlivňuje především dostupnost potravy, kompetice a množství predátorů v daném regionu (Pafilis et al., 2009). Na ostrovech se na tom dále významně podílí i velikost ostrova, jeho vzdálenost a doba izolace od pevniny, u malých ostrovů i vzdálenost od nejbližšího většího ostrova (Matthews & Triantis, 2021). Pokud by se všechny skupiny plazů držely ostrovního pravidla, bylo by u nich možné pozorovat na konkrétních ostrovech přibližně podobné trendy. Při podrobné studii v roce 2018 ale vyšlo najevo, že výskyt gigantismu a nanismu u plazů nelze popsat jednou souhrnnou teorií. Velikost jejich těla se liší z různých důvodů v rámci druhu a dle typu ostrova, na kterém se jedinci nacházejí (Itescu et al., 2018).

Obecně lze říci, že u ještěřů má nejčastěji vliv na velikost těla vzdálenost od nejbližšího většího ostrova. U hadů se tělo nejčastěji zvětšuje přímo úměrně s velikostí ostrova a s množstvím predátorů na ostrově. A zmenšuje se se vzdáleností a dobou oddělení ostrova od pevniny. Jediným faktorem, u kterého se neprokázal vliv na velikost těla hadů, je vzdálenost od nejbližšího většího ostrova (tedy naopak než u ještěřů) (Itescu et al., 2018). Ani tyto trendy ale nevystihují všechny jevy sledované na ostrovech Egejského moře. Je tedy třeba zaměřit se buď na konkrétní druh napříč ostrovy nebo na rozdíly mezi druhy žijícími na jedné skupině ostrovů (Itescu et al., 2020).

### 3.1.3. Vnitrodruhová kompetice

K vnitrodruhové kompetici na ostrovech dochází často sekundárně ve spojitosti s nedostatkem zdrojů. Na některých Egejských ostrovech se stává, že se druh nachází na ostrově bez svých přirozených predátorů a s dostatkem potravy. V počátku je tak jeho

populace limitována pouze velikostí ostrova. Koncentrace zvířat se zpravidla rychle zvýší a jedinci začnou navzájem soupeřit o zdroje potravy. Následně bývá pozorována častější agrese a výskyt kanibalismu (Pafilis et al., 2009). Základním způsobem obrany proti kanibalismu a predaci je u ještěřů obecně kromě útěku odhození ocasu. Na ostrovech, kde k vnitrodruhové kompetici dochází, lze proto pozorovat častější ztrátovost ocasů a vyšší útekovou vzdálenost (Itescu et al., 2017) a v neposlední řadě i morfologické změny (Donihue et al., 2023).

## **3.2 Vybrané případy ostrovních syndromů u druhů na různých Egejských ostrovech**

### **3.2.1. *Podarcis gaigeae* na Skyrosu a sousedních ostrovech**

Pokud se někdo zmiňuje o gigantismu u ještěřů na Egejských ostrovech, většinou odkazuje na endemickou ještěrku *Podarcis gaigeae*. Ta se hojně vyskytuje na ostrově Skyros (z toho také pochází její anglický název Skyros wall lizard), gigantismus se u ní ovšem objevuje na malých okolních ostrovech, zejména na Lakonissi a Messa Diavates. Skyros má rozlohu 208 km<sup>2</sup>. Pro malé okolní ostrovy (Lakonissi 0,01 km<sup>2</sup> a Messa Diviates 0,03 km<sup>2</sup>) ho tak lze v podstatě považovat za pevninu (Bonardi et al., 2022; Pafilis et al., 2011). Na ostrovech Lakonissi i Diviates se nevyskytují žádné přirození predátoři *P. gaigeae* (na rozdíl od Skyrosu, na kterém lze nalézt několik druhů hadů a mořských ptáků). Vyskytují se tam ale početné kolonie racků středomořských (*Larus michahellis*) (Pafilis et al., 2009) a ostřížů jižních (*Falco eleonora*) (Valakos, 2008). Ptačí kolonie bývají často spojovány s přísunem živin, kterých je na ostrovech obecně nedostatek. Ani tento případ není výjimkou. Racci slouží pro *P. gaigeae* jednak jako ochrana, svou agresivitou totiž odrazují predátory od lovu ještěrek poblíž ostrovních kolonií. Hlavně ale jako zdroj zmiňovaných živin ve formě guana, ptačích vajec, zbytků ryb a jiných mršin. Díky dostatku potravy a nízké až nulové predaci se populace *P. gaigeae* na malých ostrovech významně zvětšila – jak v počtu jedinců, tak ve velikosti těla. Průměrná délka samců (od tlamy po kloaku) je na ostrově Skyros 60 mm (Valakos, 2008), na ostrově Lakonissi 72 mm a na Diviates 85 mm (Pafilis et al., 2011). Ještěrky jsou tedy jinými slovy průměrně o 20% (na Lakonissi) a 39% (na Diviates) větší než na ostrově Skyros (Pafilis et al., 2011).



Obrázek 7: *Podarcis gaigeae* z ostrova Diviates (vlevo), z Lakonissi (veprostřed) a ze Skyrosu (vpravo) (Pafilis et al., 2011)

S větším tělem se přímo úměrně zvětšuje i velikost snůšky. Samičky s větším tělem kladou větší vejce, vyšší počet vajec a obecně tedy objemově větší snůšky než samičky na Skyrosu. Při vztažení na velikost těla matky se ovšem ukázalo, že rozdíly mezi ostrovy nejsou signifikantní (Pafilis et al., 2011).

Důsledkem výskytu vysoké koncentrace jedinců stejného druhu na malé ploše dochází k vnitrodruhové kompetici, agresi a kanibalismu. U ještěrek na malých ostrovech je proto popisována častější autotomie ocasu a vyšší úteková vzdálenost, v porovnání s jedinci na velkých ostrovech (v tomto případě na Skyrosu). Častý výskyt kanibalismu může být jednou z příčin vzniku gigantismu na těchto ostrovech. Větší mláďata se spíše vyhnou predaci, a tak mají vyšší šanci dožít se dospělosti. Velcí samci mají také vyšší šanci dostat se k samicím a plodit tak větší mláďata (Pafilis et al., 2009).

### **3.2.2. *Podarcis erhardii* a *Mediodactylus oertzeni* na ostrově**

#### **Plakida**

*Podarcis erhardii* je velmi adaptabilní druh. Kromě Egejských ostrovů se hojně vyskytuje na Balkánském poloostrově (Valakos, 2008). To z ní dělá ideální modelový druh pro studium změn napříč ostrovy a vůči pevnině. Na ostrovech je silně diferencovaná, na pevnině většinou dorůstá délky 72 mm (od tlamy po kloaku) a má olivově zelené zbarvení po celé délce těla.

Velmi zajímavé změny byly popsány u druhů žijících na ostrově Plakida. Plakida spadá do skupiny Dodekanéských ostrovů. Je to malý ostrov o rozloze 0,51 km<sup>2</sup> (Bonardi et al., 2022). Nejbližším větším ostrovem je ostrov Syrna (7,88 km<sup>2</sup>), spolu se kterým se od pevniny oddělily již během Messinské salinitní krize. Úplně samostatné jsou zhruba 200 tisíc let. Na ostrově Plakida se vyskytují pouze dva druhy plazů – zmiňovaná *Podarcis erhardii* a gekon *Mediodactylus oertzeni*. U obou druhů jsou patrné změny v tělesné velikosti. *Podarcis erhardii* zde dosahuje délky až 81 mm, což je nejvíce ze všech míst jejího výskytu. *Mediodactylus oertzeni* je zde naopak nejmenší a v průměru dosahuje pouhých 33 mm (oproti obvyklým 44 mm). *Podarcis erhardii* je tedy na Plakidě průměrně 2,5x větší a až 6x těžší než *Mediodactylus oertzeni*. Na rozdíl od Skyrosu se na Plakidě nenachází ptačí kolonie. Živin je zde málo a zvířata zde není zdaleka tolik. Dá se tedy předpokládat, že vznik gigantismu a nanismu zde způsobuje něco jiného než u *Podarcis gaigeae* na Skyrosu (Itescu et al., 2021).

Místo vnitrodruhové kompetice by se mohlo jednat o kompetici mezidruhovou. *Podarcis erhardii* se na Plakidě vyskytuje spíše zřídka, na druhou stranu populace gekonů je poměrně rozsáhlá (Itescu et al., 2017). Nabízí se teorie, že *Podarcis* se na Plakidě živí gekony rodu *Mediodactylus*, v praxi to ale bylo pozorováno pouze jednou (Wettstein 1937, který byl zároveň první, kdo se plazům na tomto ostrově věnoval). Teorii nahrává fakt, že celých 95% zaznamenaných gekonů mělo poničený nebo úplně chybějící ocas. Příčinou vzniku nanismu u gekonů může být právě reakce na predaci *Podarcis*. S menším tělem se totiž lépe schovají před velkou ještěrkou mezi všudypřítomné kameny. Množství poničených ocasů u rodu *Podarcis* činilo 50%. Je tedy možné, že i zde dochází k vnitrodruhové kompetici (Brock et al., 2015). U rodu *Mediodactylus oertzeni* zde byl pozorován jeden druh chování, který se nevyskytl nikde jinde na Egejských ostrovech, a to „mávání ocase“. Tento druh chování gekoni vykazovali, pouze pokud se cítili v ohrožení (například pokud byl odhalen jejich úkryt) (Itescu et al., 2021). Obecně bývá pozorován u samců gekonů v souvislosti s bojem o samici.



Obrázek 8: A) *Mediodactylus kotschy* z ostrova Schoinousa (vlevo) a *Mediodactylus oertzeni* z ostrova Plakida (vpravo); B) *Podarcis erhardii* z ostrova Naxos (vlevo) a z ostrova Plakida (vpravo) (Itescu et al., 2021)

### 3.2.3. Morfologické a behaviorální změny u druhu *Mediodactylus kotschy*

*Mediodactylus kotschy* standardně měří kolem 42 mm (od tlamy po kloaku), jedná se tedy o poměrně malého gekona (Itescu et al., 2017). Vyskytuje se od Itálie, přes Řecko a Egejské ostrovy až po Kypr, Turecko a Izrael (Valakos, 2008). Spolu s *P. erhardii* je na Egejských ostrovech nejrozšířenějším druhem plaza a na malých ostrovech často i jediným obratlovcem, který tyto ostrovy obývá (Bonardi et al., 2022; Lymberakis et al., 2018). Aktivita těchto gekonů není závislá na denní době. Samci jsou silně teritoriální (Valakos, 2008).

*Mediodactylus kotschy* je další velmi variabilní druh. Lze ho nalézt na širokém spektru stanovišť. Na pevnině žije zejména arboreálním způsobem, tedy na stromech. Na ostrovech, kde je stromů jen málo nebo tam nejsou žádné, žije na skalách či kamenných sutích (Itescu et al., 2020; Pafilis et al., 2009; Schwarz et al., 2021). Dalo by se očekávat, že se jedná o adaptaci na prostředí pro daný ostrov. Při testování se ale prokázalo, že jde spíše o oportunistické chování tohoto druhu, což potvrzuje i jeho široké rozšíření. Pokud mají možnost, vybírají si gekoni spíše pobyt nad zemí (tedy na stromech). Na pevnině tak nejspíš reagují na přítomnost predátorů. Na ostrovech přirozené predátory často nemají, mohou se tedy volně pohybovat po zemi, aniž by jim hrozilo bezprostřední nebezpečí (Schwarz et al., 2021).

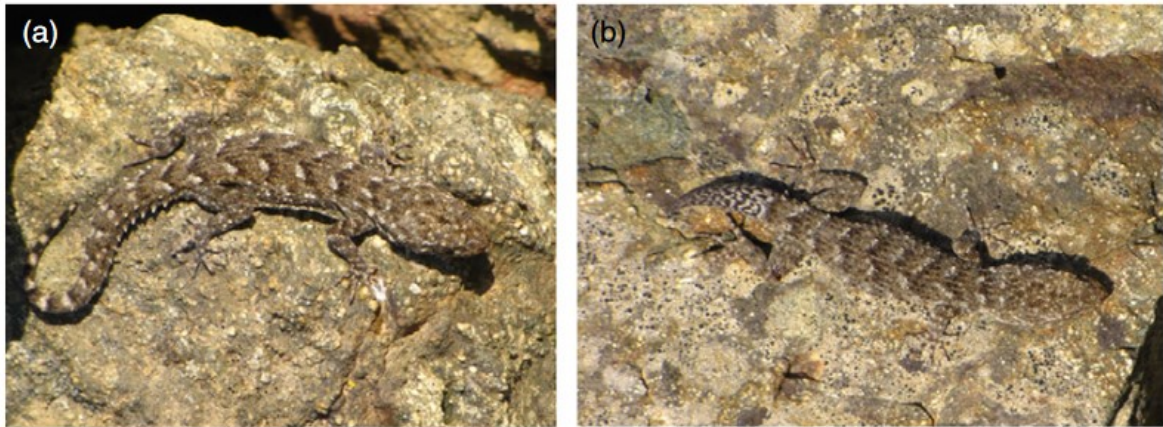
U gekonů nalezených na stromech jsou zaznamenány delší zadní končetiny a prodloužený druhý prst na předních končetinách. Tyto změny ale nemají signifikantní

vliv na schopnost pohybovat se po kmenech stromů. Drápy na zadních končetinách jsou u ostrovních jedinců obecně kratší a zahnutější než u gekonů z pevniny, což jim umožňuje jednodušší pohyb po kamenech a substrátu. Ještěři pohybující se po stromech mívají kratší končetiny, aby lépe držely rovnováhu (Losos & Ricklefs, 2009). U tohoto druhu gekona budou mít ale zásadní vliv na pohyb spíše drápy. Gekoni na stromech se také téměř nikdy nepohybují po tenkých větvích stromů, ale zdržují se na kmenech. Na rozdíl od ještěřů se při obraně před predátory spoléhají spíše na schopnost splynout s okolím než rychlý útěk. Na velikost končetin tedy nejspíš působí jiný evoluční tah (Schwarz et al., 2021).

Velikost snůšky *Mediodactylus kotschyi* se napříč ostrovy také mění. Obecně lze říci, že se průměrná snůška zmenšuje se zvětšující se plochou ostrova (tedy opačně než předpovídá ostrovní pravidlo). Přítomnost predátorů ani kompetice s druhem *Hemidactylus turcicus* (gekon turecký) nemá dle testů vliv na tuto změnu. Větší snůšky gekoni kladou na velmi malých ostrovech (pod 1 km<sup>2</sup>) s ptačími koloniemi. Stejně jako u *P. gaigeae* zde mají jedinci díky ptačím koloniím dostatek živin a zároveň nejsou ptáky ohrožováni. Velikostí snůšky tedy nejspíš reagují hlavně na množství potravy (Slavenko et al., 2015).

Dalším jevem pozorovaným u tohoto druhu napříč ostrovy jsou rozdíly ve frekvenci autotomie ocasu. Hlavním predátorem druhu *Mediodactylus kotschyi* jsou hadi rodu *Vipera* (Pafilis et al., 2009). Na Egejských ostrovech byly u těchto hadů dokonce pozorovány speciální pohyby ocasem, kterými gekony lákají. Gekoni si ocas pletou s červy a hadi je tak loví s celkem vysokou úspěšností. Nejsilnější predanční tlak je na gekony vyvíjen na malých ostrovech s celkově nízkým počtem druhů. Jak už bylo zmíněno, antipredančním chováním u gekonů je kromě kamufláže typicky autotomie ocasu. Toto chování by se tak dalo očekávat na ostrovech s vysokými počty predátorů (hadů). Z pozorování ale vyplývá, že gekoni na ostrovech s těmito hady naopak ocas spíš nepouštějí. Vysvětlením by mohl být fakt, že hadi rodu *Vipera* loví tak, že čekají „až kořist půjde okolo“. Často oběť chytí za tělo nebo za hlavu, ztráta ocasu by tedy gekonům nijak nepomohla. Stejně jako u předešlých případů dochází i u rodu *Mediodactylus kotschyi* k častějším ztrátám ocasu na ostrovech bez predátorů a s vysokou koncentrací jedinců. Hlavní vliv na ztrátovost ocasů má tedy nejspíš skutečně vnitrodruhová kompetice. Samci jsou vysoce teritoriální (Valakos, 2008),

často tak dochází k bojům o zdroje a o místa k vyhřívání, což může vyústit ke ztrátám ocasu. Samci proto obecně ztrácejí ocas signifikantně častěji než samice (Itescu et al., 2017).



Obrázek 9: A) *Mediodactylus kotschy* se zdravým ocasem z ostrova Mykonos; B) *Mediodactylus kotschy* s regenerovaným ocasem z ostrova Mykonos (Itescu et al., 2017)

### 3.2.4. Velikost snůšky *Podarcis milensis*

Endemická ještěrka *Podarcis milensis* je známá tím, že na rozdíl od jiných ještěrek tohoto rodu snáší několikrát ročně, snůšky jsou výrazně menší v porovnání s velikostí těla matky a líhnou se z nich velká mláďata (Valakos, 2008). Jak už bylo zmíněno, velikost snůšky může ovlivnit některý z ostrovních syndromů (Foufopoulos et al., 2023; Itescu et al., 2018). Populace *P. milensis* na ostrově Milos, zejména na pobřeží, místy přesahuje 600 jedinců na hektar. Mezi jedinci tak bývá pozorována vnitrodruhová kompetice a agrese. Selekcční tlak by zde mohl jít ve prospěch větších jedinců, která by produkovala větší snůšky, jako tomu je u *P. erhardii*. Jednou z možností, proč zde selekcční tahy působí jinak, je hojná přítomnost predátorů na ostrově (Foufopoulos et al., 2023). Ještěrkami se zde živí 3 druhy hadů rodu *Vipera*, včetně endemického *Macrovipera schweizeri*, pro kterého představují *P. milensis* asi 21% jídelníčku. Kromě hadů se zde ještěrkami navíc živí i mořští ptáci. Kvůli silné predaci se zde mnoho jedinců nedožívá dospělosti. Pro tento druh je proto výhodné začít s rozmnožováním co nejdříve a s vyšší intenzitou než je u *Podarcis* běžně zvykem a využít tak co nejlépe a v krátkém čase vhodné podmínky pro reprodukci (Adamopoulou & Valakos, 2000).



### 3.2.5. Potravní preference a s nimi spojené morfologické změny

Kvůli častému nedostatku zdrojů jsou obyvatelé zejména malých ostrovů místy nuceni přejít na novou a neobvyklou potravu. Aby to bylo možné, dochází u ostrovních druhů k morfologickým změnám, které tuto potravní specializaci umožní. Toto přizpůsobení bylo zaznamenáno a popsáno zejména u *Podarcis erhardii* (ale bylo pozorováno i u dalších zástupců rodu *Podarcis* (Pellitteri-Rosa et al., 2014)). Nejedná se o tak významné změny, jako například u Darwinových pěnkav, i tak jsou ale pro ještěrky zásadní. Jednou ze změn je odlišná síla stisku čelistí u populací na malých ostrovech. Na pevnině se *P. erhardii* živí převážně hmyzem. Na menších ostrovech často není mnoho druhů hmyzu (výjimkou je Naxos, kde je hmyzí diverzita díky vegetaci vyšší než na pevnině). *Podarcis erhardii* proto cílí na blanokřídlé (například včely a vosy), kteří sem přelétají z okolních větších ostrovů a vyhledávají květy (Donihue et al., 2023). Silnější stisk je také dán do souvislosti s větším tělem a kompeticí mezi samci, způsobenou vysokou hustotou jedinců jedné populace na malých ostrovech. Síla stisku se na malých ostrovech zvyšovala i u samic, zejména ale u větších samců. U těchto samců je také pozorována změna zbarvení krku (z běžné bílé na žlutou nebo oranžovou barvu) (Brock et al., 2015). Silnější stisk tedy *Podarcis erhardii* umožňuje žít se hmyzem s tvrdší tělesnou schránkou či dřevnatějšími rostlinami (Donihue et al., 2023). A v neposlední řadě také zvyšuje šance na výhru v boji o samici (Brock et al., 2015).

Konkrétní případy, kdy došlo k pozření nestandardní potravy byly pozorovány u *P. erhardii* a *Macrovipera schweizeri*. *Podarcis erhardii* byla pozorována na ostrově Andros, kde ulovila a snědla stonohu páskovanou (*Scolopendra cingulata*) (Patharkar et al., 2022). *Macrovipera schweizeri* byla pozorována na ostrově Sifnos, kde v odpoledních hodinách aktivně lovila ještěrky slunící se na kamenné zídce (což je pro tohoto jinak nočního hada velmi netypické) (Degen & Brock, b.r.).

### 3.2.6. Reakce na predaci na ostrově Naxos

Na ostrově Naxos se vyskytuje jeden z mála druhů savců, které je na Egejských ostrovech možno spatřit - divoké kočky (*Felis silvestris catus*). U místních ještěrek

(tedy převážně populace *Podarcis erhardii*) jsou v důsledku predace sledovány změny v chování. Ostrov Naxos má rozlohu 428 km<sup>2</sup> (Bonardi et al., 2022), jedná se tedy o velký ostrov. Divoké kočky se na ostrově zdržují převážně v okolí lidských sídel, jejich přítomností jsou tedy ovlivněny pouze některé populace ještěrek. U obou populací bylo sledováno antipredační chování, tedy útková vzdálenost, míra autotomie ocasu a reakce na pohybující se maketu kočky. U populace žijící v oblasti vysokého výskytu koček byla naměřena podle předpokladů vyšší útková vzdálenost a častější autotomie ocasu než u populace vyskytující se v oblasti bez koček. Při reakci na maketu kočky se jedinci z kočičích regionů drželi blíž úkrytu. Při třetím pozorování (vystavení modelu kočky) se u obou populací výrazně zvýšila útková vzdálenost. Toto chování opět ukazuje na velmi dobrou schopnost *Podarcis erhardii* reagovat na změnu podmínek (Li et al., 2014).

## 4 Závěr

Tato bakalářská práce popisuje oblast Egejského moře a shrnuje morfologické a behaviorální změny u plazů na Egejských ostrovech, známé jako ostrovní syndromy. Popsané jevy dává do souvislosti s konkrétními ostrovy a druhy, které se na nich vyskytují. Blíže se věnuje výskytu endemismu, vzniku gigantismu a nanismu a přítomnosti vnitrodruhové či mezidruhové kompetice.

Na výskyt ostrovních syndromů má vliv velikost ostrova a jeho vzdálenost a doba oddělení od pevniny. Dalším významným faktorem je absence predátorů a přítomnost ptačích kolonií (na Egejských ostrovech zejména racků středomořských (*Larus michahellis*) a ostřížů jižních (*Falco eleonora*)), jelikož plazím druhům dodávají potřebné živiny. Při dostatku potravy a nízké predaci jsou druhy limitovány pouze velikostí ostrova, jejich populace tak rychle narůstá. V důsledku vysoké koncentrace jedinců pak dochází k vnitrodruhové nebo k mezidruhové kompetici, na což některé druhy reagují morfologickými nebo behaviorálními změnami (tedy vznikem ostrovního syndromu).

Nejvýraznější morfologickou změnou je změna velikosti těla. K vzniku gigantismu dochází vlivem vnitrodruhové kompetice u *Podarcis gaigeae* na ostrově Lakonissi a Diviates a vlivem mezidruhové kompetice u *Podarcis erhardii* na ostrově Plakida. Nanismus byl pozorován u druhu *Mediodactylus oertzeni* a vznikl jako reakce na predaci *P. erhardii* právě na ostrově Plakida.

S velikostí těla souvisí i velikost nakladených vajec. Obecně se velikost snůšky zvětšuje přímo úměrně s tělem matky. Výjimkou jsou snůšky *Podarcis milensis*, která snáší víckrát do roka malé snůšky, pravděpodobně kvůli vysoké predaci a nízkému reprodukčnímu věku.

Mezi behaviorální změny patří delší útěková vzdálenost a častější autotomie ocasu, k čemuž dochází opět vlivem kompetice. Častější autotomie ocasu se očekávala na ostrovech s vyšším výskytem predátorů. Avšak ve skutečnosti byla pozorována na ostrovech s vysokými koncentracemi jedinců. Výraznějším vlivem na autotomii ocasu má tak spíše vnitrodruhová kompetice. Klasické antipredační chování bylo zaznamenáno na ostrově Naxos, kde jde o reakci na predaci divokými kočkami.

V neposlední řadě dochází na některých ostrovech k potravní specializaci. Nejlépe popsáným je případ *P. erhardii*, která se na některých ostrovech živí netradičně blanokřídlým hmyzem a místy rostlinami, v důsledku čehož má silnější stisk čelistí. Pozorování netradičního výběru potravy ale stále přibývají.

Vědci se Egejským ostrovům velmi intenzivně věnují. Mnohé citované články byly vydány v posledních několika letech. Je tedy vidět, že má toto téma stále co nabídnout. A vzhledem k tomu, že Egejských ostrovů je přes 9 tisíc, můžeme očekávat, že další výzkum přinese velmi zajímavé poznatky.

## Literatura

- Adamopoulou, C., & Valakos, E. D. (2000). Small Clutch Size in a Mediterranean Endemic Lacertid ( *Podarcis milensis* ). *Copeia*, 2000(2), 610–614.  
[https://doi.org/10.1643/0045-8511\(2000\)000\[0610:SCSIAM\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1643/0045-8511(2000)000[0610:SCSIAM]2.0.CO;2)
- Blondel, J. (2010). *The Mediterranean Region: Biological Diversity in Space and Time*. Oxford University Press.
- Bonardi, A., Ficetola, G. F., Razzetti, E., Canedoli, C., Falaschi, M., Lo Parrino, E., Rota, N., Padoa-Schioppa, E., & Sindaco, R. (2022). ReptIslands: Mediterranean islands and the distribution of their reptile fauna. *Global Ecology and Biogeography*, 31(5), 840–847. <https://doi.org/10.1111/geb.13490>
- Britannica, T. Editors of Encyclopaedia: Aegean Sea. (2024, březen 28).  
<https://www.britannica.com/place/Aegean-Sea>
- Brock, K. M., Bednekoff, P. A., Pafilis, P., & Foufopoulos, J. (2015). Evolution of antipredator behavior in an island lizard species, *Podarcis erhardii* (Reptilia: Lacertidae): The sum of all fears?: EVOLUTION OF ANTIPREDATOR BEHAVIOR ON ISLANDS. *Evolution*, 69(1), 216–231.  
<https://doi.org/10.1111/evo.12555>
- Degen, R., & Brock, K. M. (b.r.). *Rare behavioural observations of the Milos Viper, *Macrovipera schweizeri* (Werner, 1935), on Sifnos Island, Greece*.
- Donihue, C. M., Herrel, A., Taverne, M., Foufopoulos, J., & Pafilis, P. (2023). The Evolution of Diet and Morphology in Insular Lizards: Insights from a Replicated Island Introduction Experiment. *Animals*, 13(11), 1788.  
<https://doi.org/10.3390/ani13111788>
- Foufopoulos, J., Zhao, Y., Brock, K. M., Pafilis, P., & Valakos, E. D. (2023). Predation Risk, and Not Shelter or Food Availability, as the Main Determinant of

Reproduction Investment in Island Lizards. *Animals*, 13(23), 3689.

<https://doi.org/10.3390/ani13233689>

Hammoud, C., Kougioumoutzis, K., Rijdsdijk, K. F., Simaiakis, S. M., Norder, S. J., Foufopoulos, J., Georgopoulou, E., & Van Loon, E. E. (2021). Past connections with the mainland structure patterns of insular species richness in a continental-shelf archipelago (Aegean Sea, Greece). *Ecology and Evolution*, 11(10), 5441–5458. <https://doi.org/10.1002/ece3.7438>

Hausdorf, B., & Hennig, C. (2005). The influence of recent geography, palaeogeography and climate on the composition of the fauna of the central Aegean Islands: INFLUENCES ON THE COMPOSITION OF THE FAUNA OF THE AEGEAN ISLANDS. *Biological Journal of the Linnean Society*, 84(4), 785–795. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2005.00467.x>

Heaney, L. R. (1978). *Island Area and Body Size of Insular Mammals: Evidence from the Tri-Colored Squirrel (Callosciurus prevosti) of Southeast Asia*.

Itescu, Y., Fofopoulos, J., Pafilis, P., & Meiri, S. (2020). The diverse nature of island isolation and its effect on land bridge insular faunas. *Global Ecology and Biogeography*, 29(2), 262–280. <https://doi.org/10.1111/geb.13024>

Itescu, Y., Fofopoulos, J., Schwarz, R., Lymberakis, P., Slavenko, A., Gavriilidi, I.-A., Meiri, S., & Pafilis, P. (2021). The Island of Extremes: Giants and Dwarfs on a Small Remote Island. *Russian Journal of Herpetology*, 28(4), 225–230. <https://doi.org/10.30906/1026-2296-2021-28-4-225-230>

Itescu, Y., Schwarz, R., Donihue, C. M., Slavenko, A., Roussos, S. A., Sagonas, K., Valakos, E. D., Fofopoulos, J., Pafilis, P., & Meiri, S. (2018). Inconsistent patterns of body size evolution in co-occurring island reptiles. *Global Ecology and Biogeography*, 27(5), 538–550. <https://doi.org/10.1111/geb.12716>

- Itescu, Y., Schwarz, R., Meiri, S., & Pafilis, P. (2017). Intraspecific competition, not predation, drives lizard tail loss on islands. *Journal of Animal Ecology*, *86*(1), 66–74. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12591>
- Kornilios, P., Thanou, E., Lymberakis, P., Ilgaz, Ç., Kumlutaş, Y., & Leaché, A. (2020). A phylogenomic resolution for the taxonomy of Aegean green lizards. *Zoologica Scripta*, *49*(1), 14–27. <https://doi.org/10.1111/zsc.12385>
- Kotsakiozi, P., Jablonski, D., Ilgaz, Ç., Kumlutaş, Y., Avcı, A., Meiri, S., Itescu, Y., Kukushkin, O., Gvoždík, V., Scillitani, G., Roussos, S. A., Jandzik, D., Kasapidis, P., Lymberakis, P., & Poulakakis, N. (2018). Multilocus phylogeny and coalescent species delimitation in Kotschy’s gecko, *Mediodactylus kotschy*: Hidden diversity and cryptic species. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, *125*, 177–187. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2018.03.022>
- Li, B., Belasen, A., Pafilis, P., Bednekoff, P., & Foufopoulos, J. (2014). Effects of feral cats on the evolution of anti-predator behaviours in island reptiles: Insights from an ancient introduction. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *281*(1788), 20140339. <https://doi.org/10.1098/rspb.2014.0339>
- Losos, J. B., & Ricklefs, R. E. (2009). Adaptation and diversification on islands. *Nature*, *457*(7231), 830–836. <https://doi.org/10.1038/nature07893>
- Lymberakis, P., Pafilis, P., Poulakakis, N., Sotiropoulos, K., & Valakos, E. D. (2018). *Amphibians and Reptiles of the Aegean Sea. 2018.*
- Lymberakis, P., Poulakakis, N., Kaliontzopoulou, A., Valakos, E., & Mylonas, M. (2008). Two new species of *Podarcis* (Squamata; Lacertidae) from Greece. *Systematics and Biodiversity*, *6*(3), 307–318. <https://doi.org/10.1017/S1477200008002727>

- Matthews, T. J., & Triantis, K. (2021). Island biogeography. *Current Biology*, *31*(19), R1201–R1207. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2021.07.033>
- Moravec, J., Lymberakis, P., & Tamar, K. (2023). *Extended description, variation, and biology of Mediodactylus bartoni (Reptilia: Squamata: Gekkonidae)*. *86*, 119–137.
- Nilson, G., Andrén, C., Ioannidis, Y., & Dimaki, M. (1999). Ecology and conservation of the Milos viper, *Macrovipera schweizeri* (Werner, 1935). *Amphibia-Reptilia*, *20*(4), 355–375. <https://doi.org/10.1163/156853899X00411>
- Pafilis, P., Foufopoulos, J., Sagonas, K., Runemark, A., Svensson, E., & Valakos, E. D. (2011). Reproductive Biology of Insular Reptiles: Marine Subsidies Modulate Expression of the “Island Syndrome”. *Copeia*, *2011*(4), 545–552. <https://doi.org/10.1643/CE-10-041>
- Pafilis, P., Meiri, S., Foufopoulos, J., & Valakos, E. (2009). Intraspecific competition and high food availability are associated with insular gigantism in a lizard. *Naturwissenschaften*, *96*(9), 1107–1113. <https://doi.org/10.1007/s00114-009-0564-3>
- Patharkar, T., Van Passel, L., & Brock, K. M. (2022). Eat or be eaten? An observation of *Podarcis erhardii* consuming *Scolopendra cingulata* from Andros Island, Cyclades, Greece. *Herpetozoa*, *35*, 209–212. <https://doi.org/10.3897/herpetozoa.35.e94006>
- Pellitteri-Rosa, D., Martín, J., López, P., Bellati, A., Sacchi, R., Fasola, M., & Galeotti, P. (2014). Chemical polymorphism in male femoral gland secretions matches polymorphic coloration in common wall lizards (*Podarcis muralis*). *Chemoecology*, *24*(2), 67–78. <https://doi.org/10.1007/s00049-014-0148-3>



- Poulakakis, N., Kapli, P., Lymberakis, P., Trichas, A., Vardinoyiannis, K., Sfenthourakis, S., & Mylonas, M. (2015). A review of phylogeographic analyses of animal taxa from the Aegean and surrounding regions. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, *53*(1), 18–32.  
<https://doi.org/10.1111/jzs.12071>
- Poulakakis, N., Lymberakis, P., Antoniou, A., Chalkia, D., Zouros, E., Mylonas, M., & Valakos, E. (2003). Molecular phylogeny and biogeography of the wall-lizard *Podarcis erhardii* (Squamata: Lacertidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, *28*(1), 38–46. [https://doi.org/10.1016/S1055-7903\(03\)00037-X](https://doi.org/10.1016/S1055-7903(03)00037-X)
- Poulakakis, N., Lymberakis, P., Valakos, E., Pafilis, P., Zouros, E., & Mylonas, M. (2005). Phylogeography of Balkan wall lizard ( *Podarcis taurica* ) and its relatives inferred from mitochondrial DNA sequences. *Molecular Ecology*, *14*(8), 2433–2443. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2005.02588.x>
- Schwarz, R., Stark, G., Antonopolous, A., Itescu, Y., Pafilis, P., Chapple, D. G., & Meiri, S. (2021). Specialist versus Generalist at the Intraspecific Level: Functional Morphology and Substrate Preference of *Mediodactylus kotschyi* Geckos. *Integrative and Comparative Biology*, *61*(1), 62–75.  
<https://doi.org/10.1093/icb/icab066>
- Slavenko, A., Itescu, Y., Foufopoulos, J., Pafilis, P., & Meiri, S. (2015). Clutch Size Variability in an Ostensibly Fix-Clutched Lizard: Effects of Insularity on a Mediterranean Gecko. *Evolutionary Biology*, *42*(2), 129–136.  
<https://doi.org/10.1007/s11692-015-9304-0>
- Trichas, A., Lagkis, A., Triantis, K. A., Poulakakis, N., & Chatzaki, M. (2008). Biogeographic patterns of tenebrionid beetles (Coleoptera, Tenebrionidae) on

four island groups in the south Aegean Sea. *Journal of Natural History*, 42(5–8), 491–511. <https://doi.org/10.1080/00222930701835472>

Valakos, E. D. (2008). *The Amphibians and Reptiles of Greece*. Edition Chimaira. <https://books.google.cz/books?id=yi-WMAAACA AJ>

Whittaker, R. J., Fernández-Palacios, J. M., Matthews, T. J., Borregaard, M. K., & Triantis, K. A. (2017). Island biogeography: Taking the long view of nature's laboratories. *Science*, 357(6354), eaam8326. <https://doi.org/10.1126/science.aam8326>