

Univerzita Karlova v Praze
Přírodovědecká fakulta

Katedra zoologie

Oddělení ekologie a etologie



**Taxonomie, morfologie a biologie velkých kubánských anolisů se zaměřením
na malakofágní formy**

**Taxonomy, morphology and biology of large Cuban anoles with a focus
on malacophagous forms**

Mgr. Veronika Zahradníčková

Disertační práce

Vedoucí práce: RNDr. Ivan Reháč, CSc.

Konzultant: prof. RNDr. Daniel Frynta, Ph.D.

Praha 2024

Prohlášení

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

V Praze, 4. 10. 2024

Poděkování

Ráda bych zde poděkovala svému školiteli Ivanu Rehákovvi za vloženou důvěru, svěřené téma a veškerou pomoc v průběhu mého studia. Velmi si cením jeho nadšení pro společné oblíbené téma, jakým je nejen herpetofauna Kuby, ale herpetologie obecně a za možnost spolupráce na mnoha dalších zajímavých projektech. A v neposlední řadě mu děkuji za jeho trpělivost, kterou se mnou měl a za ochotu vždy pomoci.

Děkuji také svému konzultantovi Danielu Fryntovi rovněž za veškerou pomoc během studia nejen se zpracováním získaných dat a následných publikací. Díky patří i všem spoluautorům, kteří se nemalou měrou podíleli na výsledcích této práce. Děkuji i všem soukromým chovatelům, kteří mi umožnili měření jejich anolisů a chameleolisů, nebo poskytli materiál, dále děkuji Zoo Praha (jmenovitě Petru Velenskému) za umožnění měření dracen krokodýlovitých a stejně tak děkuji i Jiřímu Moravcovi za umožnění přístupu do sbírek Národního muzea. Také děkuji Anthony Herrelovi a jeho týmu za nabídnutou spolupráci a společné publikace.

Zásadní dík patří mé rodině, zejména mému manželovi Oldřichu Zahradníčkovi, za podporu nejen při sepisování této práce a společné publikace, ale i za podporu v mém nadšení pro herpetologii a teraristiku. Děkuji i svým rodičům, ostatním členům rodiny a blízkým, kteří mi vždy byli podporou v mé lásce k přírodě a chovu zvířat.

Na závěr děkuji i všem svým chovaným a studovaným druhům plazů, kteří mě nikdy nepřestali fascinovat a prohlubovat tak můj zájem o jejich další poznání.

Abstrakt

Unikátní endemická skupina anolisů z Kuby- chameleolisové- se odlišuje od ostatních zástupců rodu *Anolis* mnoha morfologickými i behaviorálními znaky. Ač jsou to jedni z největších zástupců rodu, jedná se o málo prostudované druhy. Cílem práce bylo (v kontextu současných znalostí o taxonomii, morfologii a biologii ještěřů čeledi Dactyloidae) přispět k poznání těchto velkých druhů kubánských anolisů dříve řazených do vlastního rodu *Chamaeleolis*. S využitím metod komparativní morfologie, spektrofotometrie, vizuálního modelování a analýzy mtDNA jsem taxonomicky zhodnotila nashromážděný materiál těchto anolisů. Díky tomu se podařilo popsat nový druh anolise *Anolis sierramaestrae* sp. nov. a upozornit na další nový druh *Anolis* sp. (čeká na popis). Jelikož jsou chameleolisové malakofágními potravními specialisty zaměřenými na plže s ulitou, je tato anolisí skupina výborným modelem pro zkoumání souvislostí mezi preferovanou potravou a morfologií dentice, včetně postnatálních změn v její morfologii. Ukázalo se, že juvenilní dentice vykazuje znaky pravděpodobně související s malakofágií a že tyto znaky jsou mezidruhově odlišně vyjádřeny a že adultní dentice také vykazuje mezidruhové rozdíly v malakofágním přizpůsobení. To by mohlo vypovídat o rozdílných potravních nárocích. Zajímala mě i morfologie lebky a síla skusu chameleolisů, včetně srovnání s jinými malakofágními, ale fylogeneticky vzdálenými ještěřmi (*Dracaena guianensis*, Teiidae). Pozornost jsem věnovala i sexuálnímu dichromatismu a dimorfismu, který je u nově popsané populace chameleolisů (*Anolis* sp.) v rámci rodu zcela atypický. Utváření sexuálního dimorfismu během ontogeneze se věnovala i studie na dalším kubánském druhu anolise barakojského (*Anolis baracoae*), který byl zároveň zástupcem instektivorních/saurivorních anolisů v odontologické komparativní studii.

Klíčová slova: *Anolis*, *Chamaeleolis*, taxonomie anolisů, pohlavní dimorfismus, zbarvení laloku, mtDNA, malakofágie, tvar těla, tvar hlavy, síla skusu, dentice, tvar zubu, výměna zubu, Kuba, neotropická oblast

Abstract

A unique endemic group of anoles from Cuba - the *Chamaeleolis* group - is distinguished from other representatives of the genus *Anolis* by many morphological and behavioural features. Although they are one of the largest representatives of the genus, they are an understudied group. The aim of this paper was (in the context of current knowledge of the taxonomy, morphology and biology of lizards of the family Dactyloidae) to contribute to the understanding of these large species of Cuban anoles previously placed in their own genus *Chamaeleolis*. Using methods of comparative morphology, spectrophotometry, visual modelling and mtDNA analysis, I taxonomically evaluated the collected material of these anoles. This allowed us to describe a new species of anolis, *Anolis sierramaestrae* sp. nov. and to highlight another new species of *Anolis* sp. (awaiting description). As *Chamaeleolis* species are malacophagous specialists focused on gastropods with a shell, this anole group is an excellent model for investigating the relationship between preferred food and dentition morphology, including postnatal changes in dentition morphology. It has been shown that juvenile dentition exhibits features likely to be related to malacophagy and that these features are interspecifically differentially expressed, and that adult dentition also exhibits interspecific differences in adaptation to malacophagy. This could be indicative of different feeding requirements. I was also interested in the skull morphology and bite force of *Chamaeleolis* anoles, including comparisons with other malacophagous but phylogenetically distant lizards (*Dracaena guianensis*, Teiidae). I also paid attention to sexual dichromatism and dimorphism, which is quite atypical within the genus in a newly described population of *Chamaeleolis* anole (*Anolis* sp.). The formation of sexual dimorphism during ontogeny was also the focus of a study on another Cuban species, the Baracoa anole (*Anolis baracoae*), which was also a representative of insectivorous/saurivorous anole in an odontological comparative study.

Key words: *Anolis*, *Chamaeleolis*, taxonomy of anoles, sexual dimorphism, dewlap coloration, mtDNA, malacophagy, body shape, head shape, bite force, dentition, tooth shape, tooth replacement, Cuba, Neotropical Region

Obsah

1. Úvod a cíle práce.....	6
2. Výsledky práce v kontextu současného poznání.....	8
2.1 Taxonomie a nové poznatky k biologii	8
2.2 Adaptace na malakofágnii.....	14
2.2.1 Shrnutí výsledků studie o malakofágní dentici chameleolisů.....	21
2.3 Sexuální dimorfismus rodu <i>Anolis</i>	26
3. Závěr.....	31
4. Použitá literatura.....	33
5. <i>Anolis sierramaestrae</i> sp. nov. (Squamata: Polychrotidae) of the “chamaeleolis” species group from Eastern Cuba.....	43
6. Discovering an Antillean <i>Anolis</i> (Squamata: Polychrotidae) with contrasting sexual dichromatism in otherwise sexually monomorphic “chamaeleolis” group.....	52
7. Postnatal dentition changes in the Cuban False Chameleons: adaptation to a dietary shift.....	70
8. Built to Bite: Feeding Kinematics, Bite Forces, and Head Shape of a Specialized Durophagous Lizard, <i>Dracaena guianensis</i> (Teiidae).....	112
9. Differential growth of naturally and sexually selected traits in an <i>Anolis</i> lizard.....	124
10. Příloha 1.....	133
11. Příloha 2.....	144

1. Úvod a cíle práce

Anolisové jsou se svou druhovou bohatostí (téměř 430 druhů) považováni za nejbohatší taxonomickou skupinu vyšších obratlovců vůbec a zároveň jsou i jednou z nejoblíbenějších plazích skupin pro vědecké studie. Jsou ideální skupinou pro výzkum adaptivní radiace a konvergence. Schopnost fenotypové plasticity jim umožnila obsadit všechny volné a vhodné ekologické niky. V roce 1972 Ernest E. Williams zavedl koncept ekomorfologických kategorií pro druhy Velkých Antil, do kterých anolisy rozdělil na základě morfologických a behaviorálních znaků a společného typu habitatu, které se však nemusí shodovat s fylogenetickými vztahy druhů (nemusejí si být příbuzné). Stejně ekomorfologické kategorie (druhy sdílející stejnou morfologii, chování a obývající stejný mikrohabitat) se nezávisle vyvinuly na různých ostrovech a jsou ukázkovým příkladem konvergentní evoluce. Čím větší ostrov, tím větší počet ekomorfologických typů ho obývá. Najdou se však i druhy nebo celé skupiny, které do žádných ze zavedených šesti kategorií (crown giant, trunk-crown, trunk, trunk-ground, twig, and grass-bush) svými charakteristikami nezapadaly. Tímto unikátem jsou chameleolisové- endemité Kuby, atypičtí, krypticky žijící anolisové, jejichž potravní specializací je malakofágie. Jejich morfologie odpovídá jak velkým anolisům- „crown giant“ (velikost těla a hlavy), tak kategorii „twig“ (krátké končetiny a ocas) a tak byla speciálně pro chameleolisy zavedena kategorie „twig-giant“.

Nejspíše jejich kryptický způsob života a obtížnost jejich nalezení v přírodě zapříčinila absenci informací o biologii této skupiny anolisů. Na Kubě jsem se během několika výprav sama přesvědčila, jak nesnadné je chameleolisy v jejich přirozeném prostředí najít. O to cennější jsou veškeré nové poznatky o těchto ještěrech. Vzhledem k mé oblibě chameleolisů a jejich úspěšnému chovu jsem se rozhodla pokračovat v dalších analýzách této anolisí skupiny. Podrobnějšímu srovnání do té doby popsanych druhů a jejich biologii (růstové křivky, velikosti a tvary vajíček, morfologie mláďat) jsem se věnovala ve své diplomové práci. V této návazné dizertační práci jsem se ve spolupráci rozhodla zhodnotit veškerý a další nově získaný materiál pokročilými metodami, jako je např. spektrofotometrie a analýza mtDNA.

Dále jsem se zaměřila na morfologii dentice chameleolisů, která odráží jejich malakofágní specializaci. S kolektivem autorů jsem popsala mezidruhové rozdíly ve tvarech zubů a jejich počtu u čtyř druhů chameleolisů (*A. barbatus*, *A. chamaeleonides*, *A. guamuhaya* a *A. porcus*) a to jak u embryí/juvenilů, tak u adultů. Dentice těchto druhů jsme zároveň porovnali s denticí potravně nesespecializovaného velkého kubánského anolise barakojského

(*Anolis baracoae*). Tématu malakofágie jsem se věnovala i při srovnávání morfologie hlavy, síly skusu a kinetikou příjmu potravy mezi malakofágní dracenou krokodýlovitou (*Dracaena guianensis*) a jí blíže příbuzným omnivorním teju pruhovaným (*Salvator merianae*).

Dalším tématem, kterým jsem se ve spolupráci zabývala, byl sexuální dimorfismus a dichromatismus. U chameleolisů, kteří jsou oproti ostatním anolisům ve většině případů nedimorfní, jsem objevila novou populaci, vyznačující se výrazným sexuálním dichromatismem. Sexuální dimorfismus nás zajímal opět u kubánského anolise barakojského (*Anolis baracoae*). Jelikož je tento jev mezi anolisy poměrně rozšířený, je oblíbeným předmětem studií konstrukce hypotéz o příčinách jeho vzniku (jako je např. pohlavní výběr). Nás ale zajímaly proximální mechanismy vzniku sexuálního dimorfismu během ontogeneze.

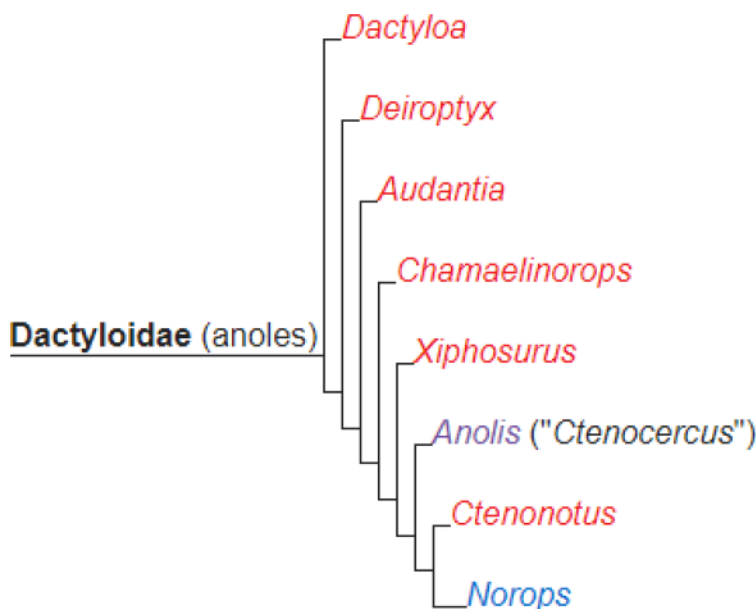
Hlavní řešené otázky a cíle práce:

1. Prostudovat a taxonomicky zhodnotit nashromážděný materiál anolisů (metodami komparativní morfologie, spektrofotometrie, vizuálního modelování a analýzy mtDNA)
2. Prostudovat malakofágní adaptace chameleolisů (morfologické změny v dentici v postnatálním vývoji a mezidruhové rozdíly v juvenilní a adultní dentici), popsat možné znaky související s malakofágií, zhodnotit velikostní parametry lebky a síly skusu, včetně srovnání s jinými malakofágními, ale fylogeneticky vzdálenými ještěřmi (*Dracaena guianensis*, Teiidae).
3. Prostudovat sexuální dichromatismus a dimorfismus a popsat růstové změny během postnatální ontogeneze z pohledu utváření sexuálního dimorfismu u velkých kubánských anolisů.

2. Výsledky práce v kontextu současného poznání

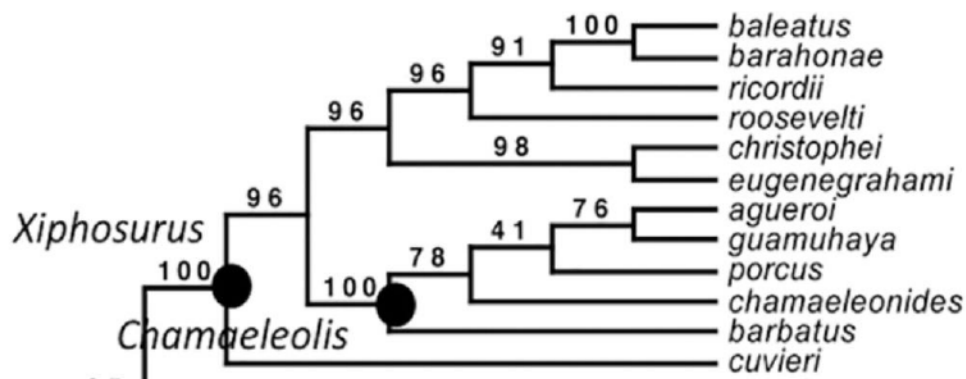
2.1 Taxonomie a nové poznatky k biologii

Rod *Anolis* Daudin, 1802 z čeledi Dactyloidae je na Kubě zastoupen více než 60 druhů a mezi nejvýznamnější z nich patří velké druhy anolisů (tzv. giant anoles). Spadá pod ně i skupina atypických anolisů – chameleolisové, dříve řazení do samostatného rodu *Chamaeleolis* Cocteau, 1838. I přes svou zřetelnou morfologickou i behaviorální odlišnost jsou dnes řazení do rodu *Anolis* (Hass et al. 1993, Nicholson et al. 2005, Poe 2004), avšak debaty okolo jejich taxonomického zařazení přetrvávají. Například Losos (2009) doporučoval držet se spíše kladistického konceptu než např. řazení do rodů. Pak by se používalo označení např. *Anolis Chamaeleolis barbatus*. S novou klasifikací anolisů přišli ve své práci Nicholson et al. (2012), kdy rod *Anolis* rozdělili na osm nových rodových skupin. Jednou z nich je i rod *Xiphosurus* Fitzinger, 1826, kam byli na základě molekulárních dat a kosterních znaků zařazeni chameleolisové a k nim i další druhy anolisů z Hispanioly a Portorika (*Anolis cuvieri*, *A. christophei*, *A. eugenegrahami*, *A. ricordii*, *A. roosevelti*, *A. baleatus* a *A. barahonae*).



(přepřacováno podle Nicholson et al. 2012)

Nejdříve byla tato nová klasifikace anolisů některými autory razantně odmítnuta (Poe 2013) a následně proběhla další diskuze (Nicholson et al. 2014). Nakonec Poe et al. (2017) toto rodové označení *Xiphosurus* pro skupiny velkých anolisů z Velkých Antil podpořili ve své zatím nejvíce shrnující práci o fylogenezi anolisů a navíc se potvrdilo, že i v rámci této nové klasifikace jsou chameleolisové silně podporovanou samostatnou větví. Ta by mohla být samostatným rodem či jinak nazvanou linií, protože v této práci se autoři snaží upouštět od klasického taxonomického dělení na rody a čeledi a jsou přesvědčeni, že takto vytvářejí stabilnější nomenklaturní systém, který nepodléhá umělému dělení na jednotlivé nomenklaturní stupně, ale naopak zohledňuje fylogenetické vztahy jednotlivých skupin.



(převzato z Poe et al. 2017)

Na tuto práci navázali Nicholson et al. (2018), fylogenetické rozdělení potvrdili a publikovali nové názvosloví čeledi Dactyloidae. Avšak s ohledem na pravidla daná mezinárodní komisí pro zoologické názvosloví (International Commission on Zoological Nomenclature- ICZN) jakožto stále platného informačního zdroje v zoologické komunitě jsou přesvědčeni, že by měla zůstat zachována jedna stabilní taxonomie, tak jak byla dosud používána a známa.

Poe et al. (2017) Clades	ICZN Valid Taxa
<u>Anolis</u>	Family <u>Dactyloidae</u> Wagler, 1830
<u>Dactyloa</u>	Subfamily <u>Dactyloinae</u> Wagler, 1830 monotypic Genus <u>Dactyloa</u> Wagler, 1830
<u>Digilimbus</u>	Subfamily <u>Anolinae</u> Cope, 1864
<u>Deiroptyx</u>	Genus <u>Deiroptyx</u> Fitzinger, 1843
AAA	
BBB	
<u>Audantia</u>	Genus <u>Audantia</u> Cochran, 1934
DDD	
<u>Chamaelinorops</u> + <u>Schmidtanolis</u>	Genus <u>Chamaelinorops</u> Schmidt, 1919
<u>Xiphosurus</u> + <u>Chamaeleolis</u>	Genus <u>Xiphosurus</u> Fitzinger, 1826
CCC	
<u>Ctenocercus</u>	Genus <u>Anolis</u> Daudin, 1802
EEE	
<u>Ctenonotus</u>	Genus <u>Ctenonotus</u> Fitzinger, 1843
<u>Draconura</u> + <u>Trachypilus</u> + <u>Placopsis</u>	Genus <u>Norops</u> Wagler, 1830

(převzato z Nicholson et al. 2018)

Názvosloví skupiny *Chamaeleolis/Xiphosurus* podle Nicholson et al. (2018):

Genus XIPHOSURUS Fitzinger, 1826

***Xiphosurus chamaeleonides* Species Group**

Xiphosurus agueroi (Díaz, Navarro and Garrido, 1998)

Xiphosurus barbatus (Garrido, 1982)

Xiphosurus chamaeleonides (Duméril and Bibron, 1837)

Xiphosurus guamuhaya (Garrido, Pérez-Beato and Moreno, 1991)

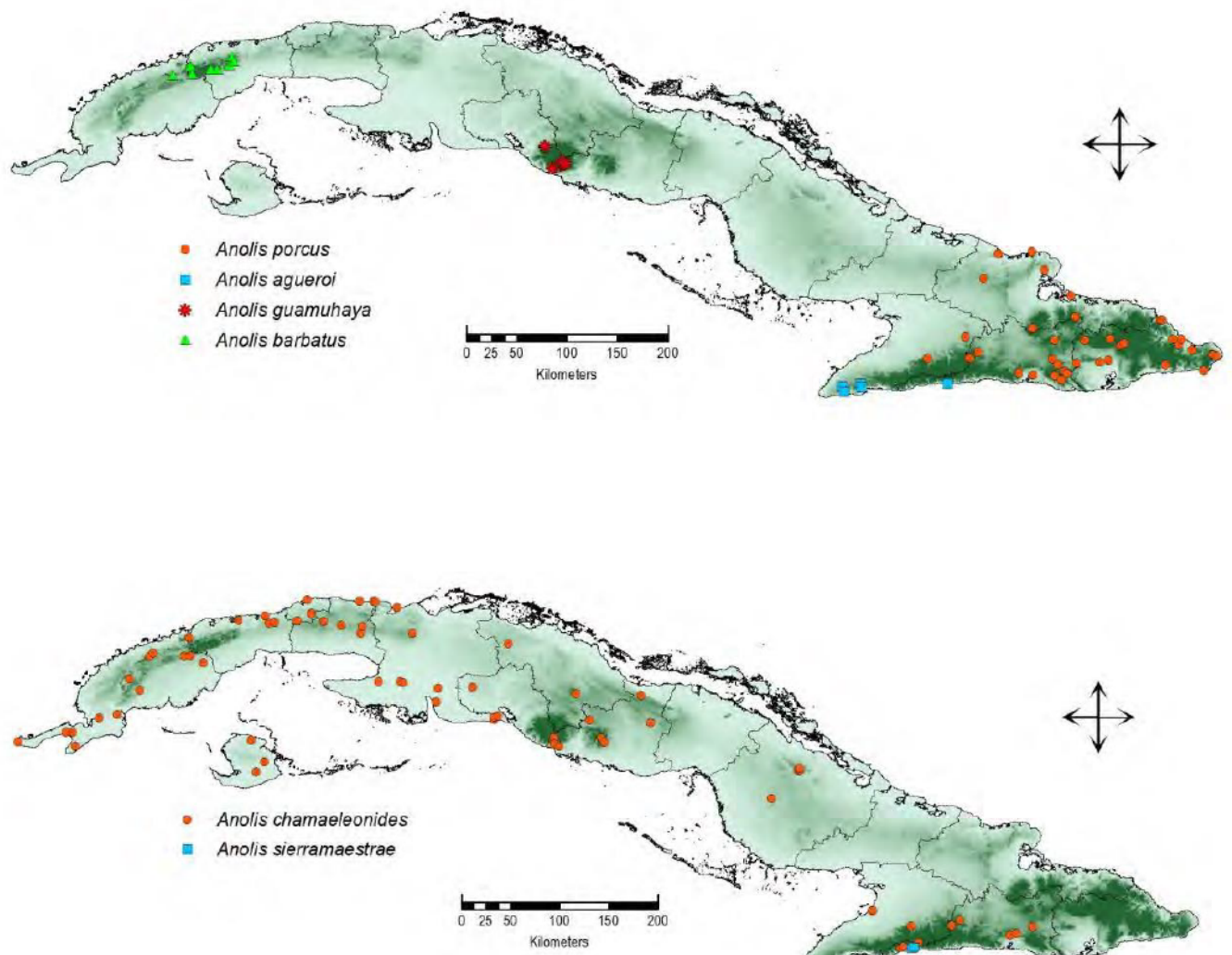
Xiphosurus porcus (Cope, 1864)

Xiphosurus sierramaestrae (Holáňová, Reháček and Frynta, 2013)

Avšak ani toto nové přerozdělení anolisů není zatím ustálené a široce uznávané a tak se pro rodové označení chameleolisů stále používají obě varianty *Anolis* (např. Uetz et al. 2024) i *Xiphosurus*.

Ač jsou chameleolisové výraznou a atypickou skupinou v rámci anolisů, většina studií, které se jim věnují, se zabývají fylogenezí a o jejich biologii se toho ví stále poměrně málo. Od prvních publikací o jejich pozorování v přírodě (Garrido & Schwartz 1967, Leal & Losos 2000) se příliš mnoho nezměnilo. V posledních letech bylo publikováno například pozorování pokusu o predaci pahroznýška skvrnitého (*Tropidophis melanurus*) na chameleolisovi *Anolis porcus* (Torres et al. 2014), dále vyšla studie zabývající rozšířením a stavem ochrany druhu *Anolis guamuhaya* (Rodríguez-Cabrera et al. 2020) nebo publikace o antipredačních strategiích chameleolisů (Gandia et al. 2022). Mendyk & Augutine (2021) vydali studii o kranální biofluorescenci u druhu *Anolis barbatus*.

Rozšíření chameleolisů na Kubě bylo aktualizováno v práci Rodríguez Schettino et al. (2013):



Chameleolisové- tato na Kubě endemická skupina anolisů je unikátní v mnoha znacích: velká hlavová přilba, krátké končetiny a ocas v poměru k velikosti těla, relativně nízký počet přísavných lamel na prstech, velké šupiny a šedavé zbarvení, absence autotomie ocasu, nezávislý pohyb očí, druhově specifické vousekované šupiny na hrdélku, kryptický způsob života a pomalý pohyb (Schettino 1999, 2003; Leal & Losos, 2000). Tyto jedinečné specifické znaky chameleolisů byly důvodem k vytvoření speciální ekomorfní kategorie „twig giants“ jen pro ně (Hass et al. 1993). Jejich odlišnost byla potvrzena i studií Cádiz et al. (2018), ve které se chameleolisové vyčlenili jako samostatná monofyletická ekomorfologická skupina. Dlouho se mělo za to, že tento ekomorfologický typ anolisů se nachází pouze na Kubě. V roce 2016 byl z Hispanioly popsán nový druh *Anolis landestoyi*, který ač je blíže příbuzný ostatním druhům anolisů z Dominikánské republiky a Portorika, tak ekomorfologicky spadá ke kubánským chameleolisům do kategorie „twig-giant“ (Mahler et al. 2016). Nevyřešenou otázkou zůstává, zda se jedná o homologii nebo konvergenci.



Obr. 1 Portréty *Anolis porcus* (vlevo nahoře), *A. barbatus* (vpravo nahoře), *A. guamuhaya* (vpravo dole) a *A. chamaeleonides* (vlevo dole)

Dříve samostatný monofyletický rod *Chamaeleolis* čeledi Dactyloidae (dnes tedy již řazen do hromadného rodu *Anolis* nebo dle nového názvosloví rodu *Xiphosurus*) zahrnoval do nedávna pět unikátních druhů: *Anolis agueroi*, *A. barbatus*, *A. chamaeleonides*, *A. guamuhaya* a *A. porcus*.

Během terénních cest na východní Kubu, do oblastí pohoří Sierra Maestra a Gran Piedra jsem pozorovala jedince zcela odlišné od dosud popsaných druhů. Jelikož v dřívějších dobách byli chameleolisové hojně dováženými a poměrně dostupnými druhy pro chov v teráriích a jejich poměrně vysoký počet i v muzejních sbírkách, rozhodli jsme se podívat se na jejich morfologii a genetické zastoupení podrobněji. Cíle našich studií byly:

- ověřit morfometrickými a sekvenčními metodami fylogenetické vztahy v rámci prověřeného materiálu
- v případě potvrzení distinktní linie popsat nový druh

2.2 Adaptace na malakofági

Konkurence o potravu představuje jeden z klíčových ekologických tlaků, který ovlivňuje strukturu a dynamiku společenstev druhů. Tato konkurence nejen určuje, které druhy jsou schopné přežít a rozmnožovat se, ale také ovlivňuje distribuci a početnost populací v rámci ekosystému. Vzhledem k tomu, že zdroje jsou omezené, druhy se musí buď adaptovat, migrovat nebo čelit potenciálnímu vyhynutí. Tím se utváří celková biologická rozmanitost a ekologické interakce v rámci druhového společenství na daném místě.

Jednou z možností, jak se adaptovat je vydat se cestou potravní specializace. Ta vyžaduje morfologické a behaviorální přizpůsobení. Typ přijímané potravy je vždy provázán s morfologií lebky, včetně zubů a čelistního svalstva. Od toho se odvíjí i síla skusu daného druhu, jejímž zvýšením se otevírá možnost využití jiných zdrojů potravy, které jsou pro konkurenty nedostupné (Rieppel & Labhardt 1979, Pregill 1984, Herrel et al. 2002, Anderson et al. 2008). Síla skusu je dobrým korelátem k tvrdosti přijímané potravy a evoluci žvýkacího svalstva a tak je také oblíbeným předmětem studií (např. Herrel et al. 2001, Erickson 2003, Santana et al. 2010, Grubich et al. 2012, Lappin et al. 2017, Jones et al. 2020, Rühr et al. 2024). Například síla skusu se u ptáků zvyšuje s hloubkou a šířkou zobáku, naopak délka zobáku nemá na sílu skusu žádný vliv. Zároveň se dá síla skusu u ptáků nejlépe odvodit od šířky hlavy, která definuje maximální velikost a tím i sílu žvýkacích svalů (Herrel et al. 2005). Pokud se během postnatální ontogeneze mění typ potravy, může se měnit i síla skusu. Síla skusu, tak může ovlivňovat typ volené potravy (Herrel et al. 2001).

U želv byla prokázána spojitost mezi silou skusu a některými velikostními parametry hlavy (výška). Želvy s větší silou skusu mají vyšší hlavy. To je ale kompenzováno omezeními v retrakci velké (vysoké) hlavy do krunýře, příkladem je hlavec rodu *Platysternon* nebo kajmanka rodu *Macrolemys* (Herrel & O'Reilly 2006). Změna v potravní strategii vyžaduje velmi často i morfologické změny dentice. Například přechod z insektivorie na omnivorii u ještěřů (Lacertidae), tedy zařazení rostlinné složky do potravního spektra, je doprovázen např. navýšením počtu zubů, vznikem vícehrbolkových zubů a zaoblením hlavního zubního hrbolu (Valido Nogales 2003, Herrel et al. 2004). Morfologie dentice se ale mění i během ontogeneze jedince a to většinou nárůstem počtu zubů a změnou jejich tvaru (Mateo & López-Jurado 1997).

Mezi výraznou potravní specializací patří durofágie (potravní specializace na organismy s tvrdou schránkou nebo exoskeletem) nebo specifitější malakofágie (potravní specializace na měkkýše se schránkou). Tento typ potravní specializace je svázán s alometrickými změnami

morfologie krania a žvýkacího svalstva. Proces skousávání, nebo u savců žvýkání, je důležitým procesem zpracování potravy, kterým jedinec zvětšuje dostupný povrch potravy pro následné chemické a enzymatické trávení. Tímto počátečním mechanickým zpracováním potravy se tak zvyšuje její využitelnost a nepřímo i rychlost metabolismu (Reilly et al. 2001). Nejčastějšími durofágy jsou ryby, které se potravně specializují na korály, měkkýše nebo kraby (Grubich 2003, Hulsey et al. 2008, Deng et al. 2022). Durofágy ale najdeme i mezi parybami (Wilga & Motta 2000, Kolmann & Huber 2009) a savci, například hyeny, které jsou schopné přijímat kosti, a pandy živící se tvrdým bambusem. Ukázalo se, že adaptace pro durofágií vzniká u těchto fylogeneticky odlišných skupin cestou přes morfologické změny na dolní čelisti, která má větší evoluční plasticitu než lebka (Figueirido et al. 2013).

Durofágie nebo malakofágie jsou známé také u plazů, kde se vyvinuly nezávisle několikrát u recentních i vyhynulých druhů. Z želv patří mezi malakofágy například želva diamantová (*Malaclemys terrapin*), která se v příbřežních brakických vodách na jihovýchodě Spojených států amerických živí měkkýši a korýši (zejména kraby). Samice jsou větší než samci, mají větší hlavy, a tak mohou přijímat větší druhy a širší spektrum druhů měkkýšů než samci (Alleman & Guillen 2017, Herrel et al. 2018). Z mořských želv patří mezi durofágy například kareta obecná (*Caretta caretta*), která je v raných stádiích života omnivorní (živí se měkkou potravou v podobě drobných bezobratlých a mořských rostlin) a v dospělosti přechází na větší a tvrdší typy potravy (korýši, plži, mlži, svijonožci, ale i hlavonožci a ryby). Tato změna potravní strategie je spojena s morfologickými změnami během postnatální ontogeneze. Pozitivní alometrií se zvětšuje velikost těla, hlavy a žvýkacích svalů, což jim umožňuje se živit energeticky bohatší potravou (Marshall et al. 2012).

U hadů se vyvinula malakofágie konvergentně nejméně třikrát a to u asijského rodu *Pareas* (Pareidae) a zástupců neotropických rodů *Dipsas*, *Ninia*, *Sibon* a *Tropidodipsas* (Colubridae). Všechny tyto malakofágní druhy jsou si podobné kraniální morfologií a způsobem extrakce měkkýšního těla z ulity (Savitzky 1983, Götz 2002, Dos Santos et al. 2017, Dos Santos et al. 2022). Tyto druhy ulity plžů mechanicky neporušují, ale tělo plže pohyby pravé a levé mandibuly vytáhnou z ulity. Zajímavá adaptace se objevila u druhu *Pareas iwasakii*. Ten vykazuje stranovou asymetrii v dentici dolní čelisti, kde má na pravé straně více zubů než na levé. Tato stranová asymetrie souvisí i s jejich preferencí pro plže s pravotočivou ulitou, kteří jsou na jejich lokalitě výskytu běžnější. Plži s levotočivou ulitou se jim zpracovávají obtížně nebo často i zcela neúspěšně (Hoso et al. 2007, Danaisawadi et al. 2016). Zajímavé je, že jiné druhy rodu *Pareas*, např. *Pareas carinatus* žádnou stranovou asymetrii

v mandibulární dentici nevykazují a jsou schopní vyzískat potravu jak z pravo, tak i levotočivých ulit plžů (Danaisawadi et al. 2015).

Ze známých recentních ještěřů je nejzřetelnějším malakofágním druhem dracena krokodýlovitá (*Dracaena guianensis*). Ta se od všech ostatních druhů z čeledi tejoovití (Teiidae) liší tělesnou morfologií přizpůsobenou k její potravní specializaci a zároveň je největším zástupcem této čeledi (de Souza Leite et al. 2021). Její potravou jsou zejména vodní druhy plžů a mlžů. Příležitostně však přijímají i sladkovodní koryšce, na stromech žijící bezobratlé nebo i ptačí vejce (Mesquita 2006). Ke zpracovávání této tvrdé potravy je přizpůsobena zejména silnými žvýkacími svaly, heterodontní molariformní dentici, v které jsou zuby připevněny k čelistním kostem subpleurodontní ankylózou (Presch 1974, Dalrymple 1979). Draceny jsou jedny mála druhů malakofágů, u kterých je molariformní dentice přítomna už i u mláďat. Příbuzným malakofágem s molariformní denticí z čeledi tejoovitých (Teiidae) je teju žakuarú (*Tupinambis teguixin*), jehož značnou část potravního spektra tvoří vodní plži a krabi (Dessem 1985, Mercolli & Yanosky 1994).



Obr. 2 Dracena krokodýlovitá (*Dracaena guianensis*) požírající hlemýžďe (vlevo) a při měření síly skusu s pohledem na molariformní dentici

Molariformní dentice je považována za průvodní znak a adaptaci k malakofágii (durofágii). Jako charakteristický znak pro tento typ dentice se zmiňuje nižší počet zubů a pak zejména širší zvětšené zuby v kaudální části čelisti (Melstrom 2017). Přítomnost širších a mohutnějších zubů snižuje riziko jejich poškození při příjmu tvrdé potravy a zároveň zvětšuje kontaktní plochu s přijímanou potravou při drcení tvrdých částí kryjících tělo bezobratlých. Kromě dracen se tento typ speciální dentice vyvinul i u dalších potravně specializovaných ještěřů. Mezi druhy s molariformní heterodontní denticí patří varani (Varanidae)- varan stepní

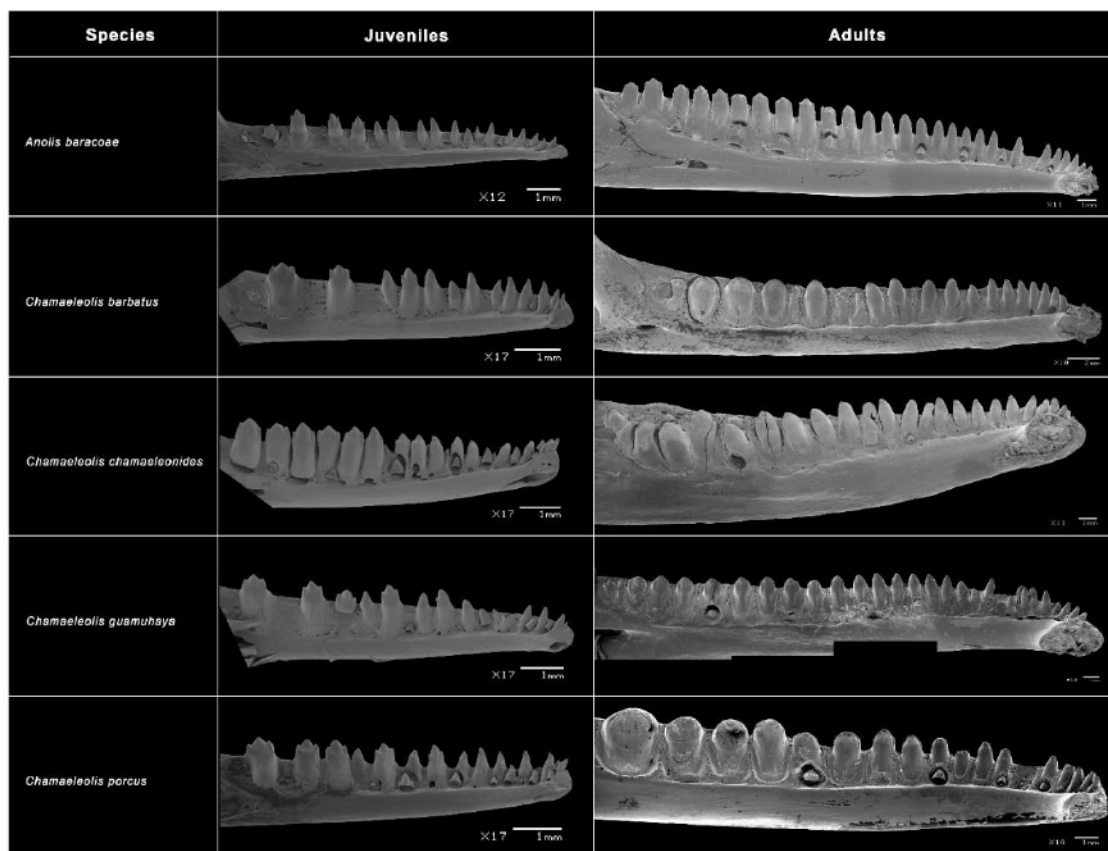
(*Varanus exanthematicus*) (McCurry et al. 2015) nebo varan nilský (*Varanus niloticus*), jehož mláďata jsou insektivorní, zatímco dospělci durofágní specializující se na plže, mlže a kraby (Rieppel & Labhardt 1979, Losos & Greene 1988, Bennett 2002, Dalhuijsen et al. 2014). Se zubní obměnou se jim zuby následných zubních generací úměrně zvětšují s tím, jak roste tělo a zároveň se v kaudální části čelistí alometricky rozšiřují (D'Amore 2015). Bylo také zjištěno, že mláďata *V. niloticus* mají povrch zubů výrazněji rýhovaný, ale méně zdrsňelý, zatímco v dospělosti je tomu naopak- rýhy ubývají a drsnost povrchu stoupá (Winkler et al. 2019).

Molariformní dentice je přítomna i u dalších plazích linií a většinou je spojená s vyvinutou velkou hlavou. Existují ale i výjimky jako je například zeměplaz Wiegmannův (*Trogonophis wiegmanni*). Tento podzemní dvouplaz (*Amphisbaenia*) má malou hlavu přizpůsobenou k hrabání v zemi, ale zároveň má silný skus čelistí a je schopný se živit mnoha druhy plžů. Čím má jedinec tohoto druhu větší hlavu (a tím i větší sílu skusu), tím je schopen zpracovat více druhů plžů ze své lokality (Baeckens et al. 2017). U dalšího zástupce podřádu dvouplazů (*Amphisbaenia*) druhu *Amphisbaena ridleyi* se dokonce vyvinula molariformní dentice, která je pozorovatelná už i u juvenilů (Pregill 1984). Přítomnost molariformní dentice u takto malého druhu plaza je velmi neobvyklá a u ostatních zástupců taxonu se nevyskytuje. To by se dalo vysvětlit teorií o efektu ostrovní izolace, kdy *Amphisbaena ridleyi* je endemitem ostrova Fernando de Noronha u pobřeží Brazílie, kde jsou potravní zdroje omezené, a naopak kompetice o potravu vysoká. Vznik molariformní dentice by mohl být adaptací na tyto selekční tlaky, která umožnila druhu využít volné potravní zdroje. Stejná situace mohla nastat i v případě dalších ostrovních endemitů, u kterých se vyvinula durofágní dentice, jedinečně pro dané druhy v rámci jejich taxonů. Jedná se například o zástupce rodu ameiva (*Pholidoscelis*) z ostrova Mona u Portorika druh ameiva portorická (*Pholidoscelis exsul alboguttata*) nebo zástupce čeledi slepýšovité (Anguidae) druh *Comptus maculatus* z karibských Kajmanských ostrovů (Estes & Williams 1984).

V čeledi scinkovití (Scincidae) jsou známými malakofágy zástupci rodu tilikva (*Tiliqua*). Různé druhy v rámci tohoto rodu se a liší se mírou adaptace dentice k příjmu plžů s ulitou. Tyto druhy, které jsou známé svou potravní nevybíravostí (omnivorní oportunisti) a v jejichž potravním spektru se často objevují i plži, se vyznačují přítomností molariformní dentice již u jedinců po vylíhnutí (Koenig et al. 2001, Shea 2006). Ne všichni malakofágně specializovaní zástupci této čeledi však používají zvětšené zuby k drcení ulit. Scink alžírský (*Eumeces algeriensis*), který také vykazuje zvětšené zuby, získává měkké části plžů rozbíjením ulit o povrch země (Estes & Williams 1984).

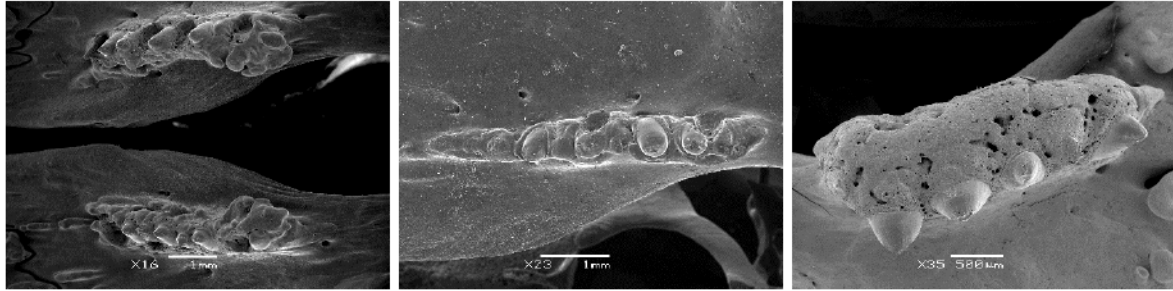
V rámci čeledi leguánovití (Iguanidae) je malakofágně zaměřená celá jedna unikátní linie (dříve samostatný rod)- chameleolisové (dnes rod *Anolis*). Všichni zástupci této skupiny se vyznačují zvětšenými žvýkacími svaly a oproti ostatním druhům anolisů i zvětšenou hlavou v poměru k tělu. To je patrné zejména u mláďat (Herrel & Holáňová 2008). Zjistilo se však, že větší hlavy a větší žvýkací svaly nemusejí vždy znamenat větší sílu skusu. Když byla srovnána síla skusu adultních chameleolisů s adultními velkými anolisy příbuzných druhů, rozdíly nebyly patrné. Rozdíl byl naopak zjištěn u mláďat- mláďata chameleolisů mají větší hlavy i větší sílu skusu (a k tomu adaptaci v morfologii hlavy) než stejně velká mláďata velkých druhů anolisů (Herrel & Holáňová 2008).

Další malakofágní adaptací u chameleolisů je molariformní dentice u adultních jedinců. Mláďata chameleolisů kaudální molariformní zuby nemají a místo nich mají trojhrbolkové zuby podobně jako ostatní anolisové. Ač juvenilové nedisponují molariformní denticí jako dospělci, dokážou narušit ulitu a přijímat plze s ulitou již několik dní po vylíhnutí. Selektce tedy působí i na mláďata, což je pozorovatelné na skupině morfologických znaků na zubech (Zahradníčková et al. submitted).



Obr. 3 Srovnání dentice jednotlivých druhů chameleolisů a srovnání mezi juvenilny a adulty (Holáňová & Zahradníček 2015)

Po juvenilní fázi vývoje pak se zubní obměnou dochází v průběhu života jedince v kaudální části čelistí ke vzniku mohutnějších molariformních zaoblených zubů (Estes & Williams 1984). Vedle těchto molariformních zubů používají chameleolisové k drcení ulit měkkýšů i patrové zuby. Ty však nejsou jejich výlučnou strukturou a nachází se i u ostatních druhů anolisů, kteří nejsou malakofágně specializováni.



Obr. 4 Patrové zuby chameleolisů (zleva): *A. barbatus*, *A. porcus* a *A. chamaeleonides*.

Foto: Oldřich Zahradníček

V naší studii jsme se zaměřili na unikátní molariformní dentici chameleolisů a měli jsme tyto cíle:

- sledovat změny v počtu a ve tvaru zubů během postnatální ontogeneze
- porovnat u juvenilní a adultní dentice počty zubů a zubních pozic, tvary zubů a šířku dentinové vrstvy u zubů v rámci celé čelisti
- zjistit, jestli v korelaci s délkou čelisti roste počet zubů v průběhu ontogeneze
- zjistit počet molariformních zubů u adultů jednotlivých druhů
- zjistit, zda-li jsou patrné molariformní znaky již na juvenilní dentici
- diskutovat na základě znaků dentice a morfologie zubů možný stupeň malakofágie u jednotlivých druhů

Ve druhé studii související s malakofágií jsme se rozhodli porovnat dva příbuzné druhy tejovitých (Teiidae) s odlišnými potravními nároky. Prvním byla malakofágní dracena krokodýlovitá (*Dracaena guianensis*) a druhým byl omnivorní teju pruhovaný (*Salvator merianae*). Zajímaly nás tyto otázky:

- zda se tyto dva příbuzné druhy liší v síle skusu
- porovnat morfologii hlavy adultů a juvenilů u těchto dvou druhů
- porovnat behaviorální rozdíly ve způsobu manipulace s kořistí, jejím zpracování a polykáním

2.2.1 Shrnutí výsledků studie o malakofágní dentici chameleolisů

Morfologie heterodontní dentice a její postnatální změny byly zkoumány u čtyř druhů chamaeleolisů (*Anolis barbatus*, *A. chamaeleonides*, *A. guamuhaya* a *A. porcus*) a anolise *A. baracoae*, který reprezentuje ekomorfu „crown-giant“ a který není malakofágní specialista. Jelikož potravní chování chamaeleolisů v jejich přirozeném prostředí není známo, diskutovali jsme na základě znaků dentice a morfologie zubů možný stupeň malakofágie. V této práci jsme se zaměřili na počet zubních pozic, tvary zubů a šířku vrstvy dentinu a jeho rozložení v zubech a to jak u juvenilní dentice, tak u dentice adultní.

Anolis barakojský (*Anolis baracoae*), který se živí především bezobratlými a malými obratlovci, jako jsou malí ještěři nebo ptáci vykazuje během svého života výrazný nárůst počtu zubů v zubní řadě. Podobný nárůst počtu zubů byl u chamaeleolisů pozorováno pouze u *A. guamuhaya*, který má však v dospělosti delší čelisti oproti *A. baracoae*. Dospělci ostatních zkoumaných druhů chamaeleolisů až na *A. porcus* měli podobně dlouhé dolní čelisti. Předpokládáme, že výrazný nárůst počtu zubů u *A. guamuhaya* může poukazovat na to, že tento chamaeolis se může živit vyšším procentem členovců a malých obratlovců, podobně jako *A. baracoae*. Naproti tomu ostatní druhy chamaeleolisů (*A. barbatus*, *A. chamaeleonides* a *A.*



porcus) nevykazovaly žádný nebo minimální nárůst počtu zubů během života, což ukazuje na jejich malakofágní specializaci. Dospělci *A. porcus*, kteří měli délku dolní čelisti a délku zubní řady srovnatelnější spíše s *A. baracoae*, než ostatními druhy chamaeleolisů, však oproti *A. baracoae* měli nižší počet zubů v čelisti. To poukazuje na jejich malakofágní specializaci. Kratší délka čelisti pak předurčuje tento druh ke konzumaci menších plžů.

U chamaeleolisů se ve vztahu k malakofágnii zmiňují široké molariformní zuby v zadní části čelisti. My jsme však našli pravděpodobné malakofágní adaptace i na zubech jiných tvarů a to i u juvenilní dentice. Například juvenilní rostrální

Obr. 5 *Anolis baracoae*

zuby u *A. chamaeleonides* a v menší míře u *A. porcus* mají rozšířenou lingvální stranu zubní báze. Toto rozšíření může zvýšit pevnost jednohrbolkových zubů a snížit tak jejich náchylnost k mechanickému poškození při zpracovávání plžů. Další znak spojovaný s malakofágií a durofágií je podélné vroubkování na zubní korunce, které pomáhá zabránit sklouznutí tvrdých skořápek a může rozptýlit tlak přes korunku zubu během drcení (Rieppel & Labhardt 1979). Toto vroubkování jsme frekventovaně pozorovali na zadních zubech, ale u juvenilní dentice *A. chamaeleonides* i na předních jednohrbolkových zubech.



Obr. 6 *Anolis guamuhaya* (vlevo) a *Anolis baracoae* (vpravo)

Další znak, který je často spojován s hmyzožravostí je rozdělení špičky zubu na labiální a lingvální sklovinový hřeben (např. Delgado et al. 2003, Zahradníček et al. 2012). Labiální a lingvální hřebeny na špičkách zubů juvenilní dentice byly přítomny u všech zkoumaných druhů až na nejrostrálněji umístěné zuby *A. barbatus*, které měly vyvinutý pouze labiální sklovinový hřeben. Chybějící hřeben lingvální skloviny je typický také pro jednohrbolkové zuby dospělých chameleolisů, s výjimkou *A. guamuhaya*. Tato absence lingválního sklovinového hřebenu by mohla být dříve nepopsanou malakofágní adaptací. Situace u *A. barbatus* může poukazovat na to, že tento druh se živil frekventovaně plži již jako mládě. Naopak přítomnost obou sklovinových hřebenů u jednohrbolkových zubů dospělých *A. guamuhaya* může opět poukazovat na zvýšené množství přijímaných členovců tímto druhem i v dospělosti. Naše výsledky ukazují, že labiální sklovinový hřeben je evolučně stabilnější strukturou v rámci rodu *Anolis* ve srovnání s hřebenem lingválním.

Dalším indikátorem poukazujícím na malakofágii je přítomnost mírně zaoblených špiček jednohrbolkových zubů u dospělých chameleolisů s výjimkou *A. guamuhaya*. Takto zaoblené zuby jsou pravděpodobně méně náchylné k mechanickému poškození při kontaktu s ulitami plžů (Herrel & Holáňová 2008).

Trojhrbolkové a dvojhrbolkové zuby v zadní polovině čelistí se běžně vyskytují u druhů ještěřů, kteří se žijí členovci (např. Montanucci 1968; Christensen & Melstrom, 2021) nebo i menšími obratlovci, jak bylo pozorováno u větších druhů anolisů (De Armas & Iturriaga 2019, Fong & Blanco Ojeda 2002, Rodríguez



Obr. 7 Čerstvě vylíhlé mládě *Anolis porcus*

Schettino 1999, 2003). Trojhrbolkové a dvojhrbolkové zuby se nachází u chameleolisů pouze v juvenilní dentici a to v kaudální polovině čelisti. Na základě jejich přítomnosti v zubní řadě by se dalo usoudit, že se mláďata žijí převážně členovci. To ale nemusí být úplná pravda. Po porovnání s *A. baracoae* jsme identifikovali znaky na vícehrbolkové zubní korunce, které mohou poukazovat na malakofágní adaptaci již u mláďat. U zubů s bočními hrbolky v juvenilní dentici *A. baracoae* dominantně vyčnívá centrální hrbolka nad bočními hrbolky. Ty jsou však proporcionálně větší ve srovnání s centrálním hrbolkem. Úhel mezi centrálním hrbolkem a bočními hrbolky byl většinou ostrý (ačkoli u více rostrálně umístěných zubů mohl být tupý nebo pravoúhlý). Takový typ zubu je vhodný pro zpracování drobných bezobratlých. Naproti tomu trojhrbolkové zuby dospělých *A. baracoae* typicky vykazují velký centrální hrbolka, který proporcionálně dominuje nad bočními hrbolky. Dospělý *A. baracoae* se živí i drobnými obratlovci, zejména menšími anolisy. U anolisů jsou zuby s dominantním centrálním hrbolkem dobře přizpůsobeny ke zpracování širšího spektra potravy od členovců přes plže po malé obratlovce, jak bylo pozorováno u námi zkoumaného *A. baracoae* (Schettino, 1999).

Juvenilní dentice chameleolisů má většinou trojhrbolkové zuby s širokým, velkým centrálním hrbolkem, který je výše položen než boční hrbolky. Tento stav je nejvíce patrný u nejkaudálněji umístěných zubů a připomíná situaci u dospělých *A. baracoae*. Takovýto zub je méně náchylný k poškození při kontaktu s ulitou a je tedy vhodnější pro zpracování plžů, než zub se subtilnějším centrálním hrbolkem pozorovaným u juvenilní dentice *A. baracoae*. Lingvální strana centrálního hrbolku chameleolisů je zdobena podélným vroubkováním. To opět poukazuje na malakofágní přizpůsobení již u mláďat. Dalším znakem u vícehrbolkových zubů, který se pravděpodobně dá vztáhnout k malakofágnii je úhel mezi bočními a centrálním hrbolkem. Úhel mezi bočními hrbolky a centrálním hrbolkem u juvenilní dentice chameleolisů byl u většiny zubů ostrý, nebo i rostrálněji umístěný s výjimkou *A. chamaeleonides*, kde úhly

byly většinou tupé a zřídka kdy ostré. Je možné, že tupý úhel v juvenilní dentici *A. chamaeleonides* by mohl korelovat s malakofágní specializací mláďat, zatímco ostrý úhel při kterém jsou hrbolky špičatější může poukazovat na možnost přizpůsobení na zpracování členovců. Trojhrbolkové zuby se dále liší i umístěním bočních hrbolků. Relativně vysoko v rámci korunky zubu jsou umístěné u *A. barbatus* a *A. porcus*. To může napomáhat k mechanickému narušení ulit plžů a minimalizovat zklouzávání ulity ze zubní plochy. Zdá se tedy, že zkoumané druhy chameleolisů různě adaptují své trojhrbolkové a dvojhrbolkové zuby v juvenilní dentici k malakofágii.



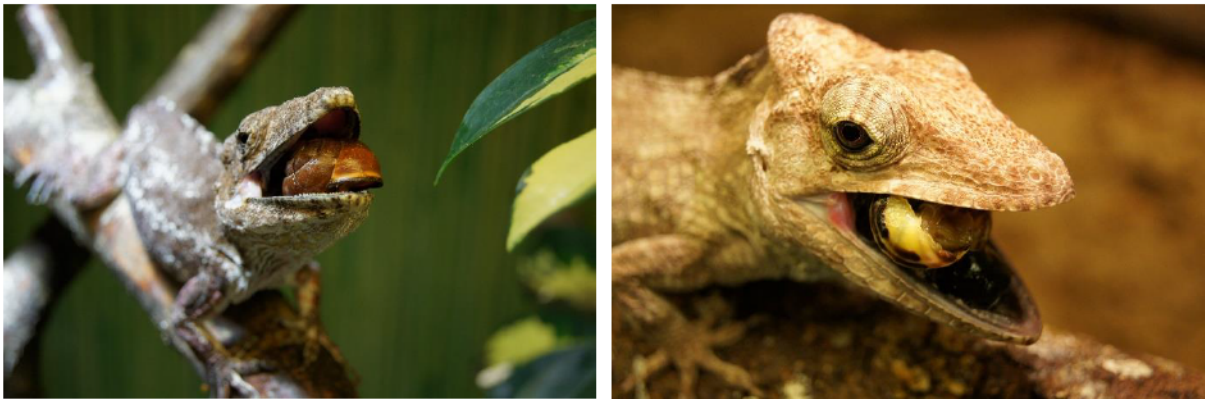
Obr. 8 *Anolis chamaeleonides* (vlevo) a *Anolis barbatus* (vpravo)

V naší studii jsme zjistili, že u všech zkoumaných dospělých chameleolisů, kromě *A. guamuhaya*, se vyvinuly široké molariformní zuby se zaoblenou korunkou místo trojhrbolkových zubů. Molariformní zuby u *A. guamuhaya* měly tvar mezi trojhrbolkovým a zaobleným molariformním. Zároveň u tohoto druhu nebyly velikostně jasně odděleny od rostrálněji umístěných zubů a velikostní přechod byl spíše pozvolný. Naproti tomu široké molariformní zuby *A. barbatus*, *A. chamaeleonides* a *A. porcus* byly jasně odlišitelné svou velikostí a tvarem od sousedních rostrálněji umístěných zubů. Lingvální strana korunek molariformních zubů u těchto druhů byla zdobena podélným vroubkováním. Na základě našich výsledků předpokládáme, že přítomnost širokých molariformních zubů spolu s vroubkováním korunky u adultů těchto tří druhů indikuje adaptaci na malakofágnii, zatímco tvar molariformních zubů, který je blízký trojhrbolkovým zubům může poukazovat na to, že *A. guamuhaya* také konzumuje významné procento členovců a malých obratlovců.

Poslední analyzovaný znak byla šířka dentinové vrstvy, respektive rozložení dentinu v zubech. Dospělí *A. baracoae* měli širší vrstvu dentinu v korunkách zubů a tenčí vrstvu na bázi zubů a to u všech zubů. Naproti tomu ve střední a kaudální části čelisti u všech druhů

chameleolisů byla vrstva dentinu zesílná jak v oblasti korunky, tak v oblasti zubní báze. Tato robustní depozice dentinu má zřejmě souvislost s malakofágií a chrání zuby před mechanickým poškozením.

Závěrem lze říci, že většina malakofágních adaptací pozorovaných na dentici byla pozorována v kaudální části čelisti, což je v souladu s měřením skusu u ještěřů, který je typicky nejsilnější v zadní části čelisti ve srovnání s rostrální částí (Anderson et al. 2008). Některé malakofágní znaky však byly pozorovány i u rostrálních zubů.



Obr. 9 *Anolis chamaeleonides* (vlevo) a *Anolis porcus* (vpravo)

2.3 Sexuální dimorfismus rodu *Anolis*

Sexuální dimorfismus (pohlavní dvojtvárnost) označuje rozdíly mezi samci a samičkami, nejen v rozdílných pohlavních orgánech, ale zahrnuje i sekundární pohlavní znaky, jako jsou velikost a tvar těla, zbarvení nebo chování (Darwin 1871).

Rod *Anolis* zahrnující přes 400 druhů je ideálním taxonem pro studium sexuálního dimorfismu zejména v souvislostech s adaptivní radiací druhů a jejich širokou biodiverzitou. Nejčastějšími znaky sexuálního dimorfismu u anolisů jsou velikost a tvar těla, tvar a zbarvení hrdélka nebo i počet přísavných lamel na prstech. Rozdíly mezi pohlavími mohou být výsledkem kombinací selekčních tlaků na rozdělení ekologických nároků („niche partitioning“), odlišné chování (teritoriální a výběr partnera) a související s reprodukcí (fyziologické a anatomické).

Tzv. niche partitioning označuje rozdílné využívání mikrohabitatu mezi samcem a samičkou, které má minimalizovat jejich vzájemnou kompetici o zdroje (Butler et al. 2007). Například samci anolise rudokrkého (*Anolis carolinensis*) se zdržují na větvích výše nad zemí než samice (Jenssen 1995). Takovéto dělení ekologických nik může zároveň vysvětlovat intersexuální rozdíly ve velikosti či tvaru těla, které jsou adaptací na rozdílné podmínky mikrohabitatu.

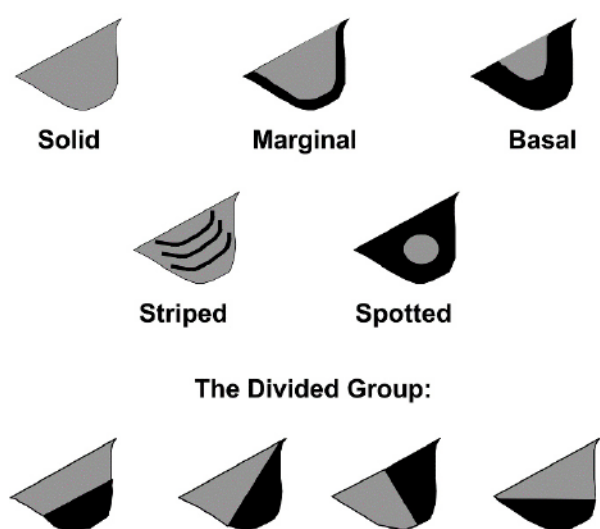
Jedním z hlavních selekčních tlaků působících na vznik sexuálního dimorfismu je pohlavní výběr. Ten v rámci kompetice samců o samice upřednostňuje větší samce, kteří jsou zvýhodněni při obraně teritoria i v konkurenčních bojích o samice. Příkladem může být anolis rudokrký (*Anolis carolinensis*), u kterého jsou samci až o 20% větší než samice, což jim dává značnou výhodu při obraně teritoria (Stamps 1983). U ostrovních druhů anolisů je ve většině případů větším pohlavím samec a samice jsou menší a méně nápadně zbarvené. Opačným a dosud neobjasněným jevem je větší samice u mnoha kontinentálních druhů (Fitch 1981, Steffen 2009).

Kromě celkové velikosti těla mohou být samci anolisů dimorfní ve větší velikosti hlavy a s tím související větší silou skusu. Ta jim opět přináší výhodu v samčích soubojích, ale i v možnostech příjmu širšího spektra potravy nejen během energeticky náročného období rozmnožování (Herrel et al. 2007, Wittorski et al. 2016, De Meyer et al. 2019). Že se mohou taktiky samčích soubojů v rámci druhu a jednoho pohlaví lišit, zjistili Lailvaux et al. (2004) u *A. carolinensis*. U tohoto druhu se během růstu samců vytvářejí dvě velikostní „životní stádia“:

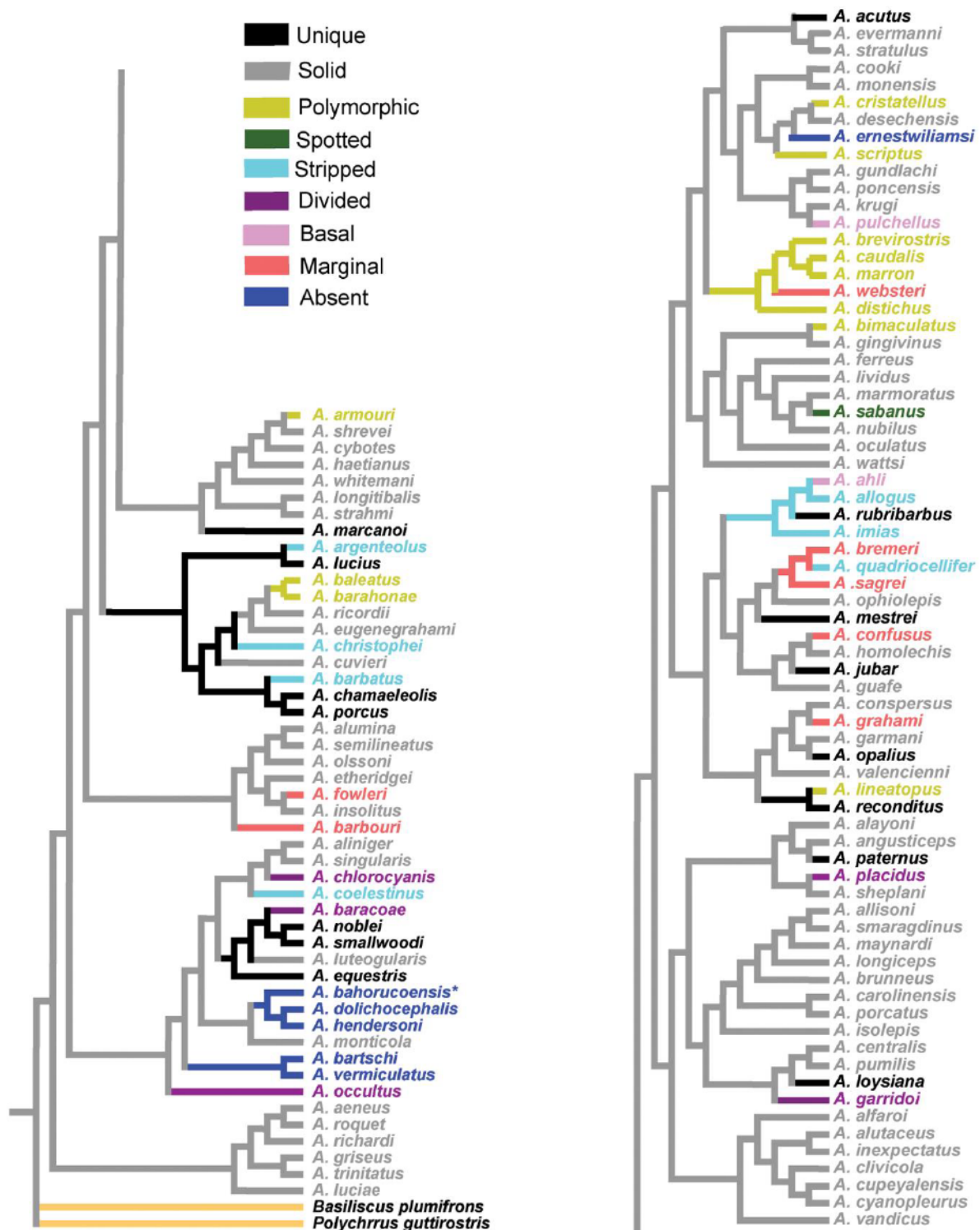
1) mladší, menší a lehčí samci, s menší hlavou a silou skusu, kteří se často předvádějí (natahují hrdélka) a souboje vyhrávají ti s lepšími pohybovými schopnostmi (skoky); 2) starší, větší a těžší samci, s většími hlavami a silou skusu, kteří se méně často předvádějí a v soubojích jsou dominantní samci s větší silou skusu.

Anolisové se dělí do tzv. ekomorf, kategorií pro anolise definovaných na základě využívání typu mikrohabitatu a morfologických přizpůsobení (Williams 1972). Tyto ekomorfy se nezávisle vyvinuly v různých kombinacích na všech antilských ostrovech (Williams 1983). Anolisové jsou sexuálně dimorfní i v rámci ekomorf, kdy každé pohlaví využívá odlišnou niku, aby si navzájem nekonkurovali. K tomu jsou přizpůsobeni sexuálním dimorfismem ve velikosti těla (Butler et al. 2000) nebo jeho tvaru, např. samci mají delší hlavy a nebo zadní končetiny. Nejdimorfnější ekomorfou je kategorie „crown-giant“ a nejméně dimorfní jsou anolisové kategorie „twig anoles“ (Butler & Losos 2002).

Sexuální dichromatismus, jev kdy se samec a samice barevně odlišují, je jednou z forem sexuálního dimorfismu. Zbarvení jedince je silným výrazovým prostředkem dorozumívání. Pohlavní výběr působí na samce, aby dosáhli výraznějšího zbarvení. Výrazně zbarvená bývá ta část těla, která hraje významnou roli v komunikaci- v případě anolisů je to hrdélko. Jedná se o unikátní znak pro celý taxon, který se mezi druhy liší velikostí, tvarem, zbarvením a vzorem (Nicholson et al. 2007). Signalizace hrdélkem je využívána jak k získání samic, tak i při obhajobě teritorií a konkurenčních bojích, ale má zásadní roli i v rozpoznávání vlastního druhu (brání hybridizaci druhů) nebo obraně před predátorem (zastrašování). Samci anolisů mají často větší a výrazněji zbarvené hrdélko a i ho používají ke komunikaci častěji než samice.



Obr. 10 Kategorizace vzorů hrdélek karibských anolisů podle studie Nicholson et al. 2007. Hrdélka byla rozdělena na základě četnosti výskytu do pěti hlavních kategorií (Solid, Marginal, Basal, Striped a Spotted). Zbylé čtyři vzory se vyskytovaly velmi zřídka a proto byly souhrnně zařazeny do společné kategorie „Divided“.



Obr. 11 Vzory hrdélek anolisů vynesené na fylogenetický strom rodu *Anolis*. Jednotlivé vzory jsou barevně vynesené na kladogramu. Polymorfní druhy mají více než jeden vzor hrdélka. (převzato z Nicholson et al. 2007).

Anolisí hrdélko je pravděpodobným ukazatelem celkové velikosti těla, síly skusu a schopnosti skákat daného jedince. Tyto poměry se však mění s věkem a pohlavím (Vanhooydonck et al. 2005, Lailvaux & Irschick 2007). Henningsen & Irschick (2012) u druhu anolis rudokrký (*Anolis carolinensis*) experimentálně ověřili pozitivní korelaci mezi velikostí hrdélka a silou skusu. Redukce velikosti hrdélka neměla na vítězství v samčích soubojích vliv. Stejně tak bylo experimentálně u druhu anolis šedý (*Anolis sagrei*) prokázáno, že samci s redukovaným či nefunkčním hrdélkem mají stejný reprodukční úspěch jako samci s plně funkčními hrdélky. Vyvrátili tak hypotézu, že samčí hrdélko má vliv na reprodukční úspěšnost (Tokarz et al. 2005).

Fylogenetické studie naznačují, že stupeň sexuálního dimorfismu ve znacích, jako je velikost těla a morfologie hrdélka, není pouze výsledkem současných ekologických selekčních tlaků nebo pohlavního výběru, ale odráží také evoluční historii druhové linie. V některých případech přetrvaly rodové znaky dimorfismu, i když se změnila selekční tlaky, které je původně formovaly. Sexuální dimorfismus u anolisů je fenomén formovaný komplexní souhrou pohlavního výběru, přírodního výběru a ekologické diferenciací mezi pohlavími. Míra sexuálního dimorfismu je také dána přítomností nebo absencí dalších druhů pravděpodobně jako výsledek kompetice o zdroje (Losos 2009). Butler et al (2007) ukázali, že sexuální dimorfismus má významnou roli v adaptivní radiaci anolisů. Na ostrovech obývaných jen několika druhy je většina ekomorfologické variability rozdělena právě mezi pohlavími. S postupující radiací druhů (a tím stoupající přítomností dalších kompetitorů) míra dimorfismu klesá. Vlastnosti, jako je velikost těla, tvar hlavy, zbarvení a používání hrdélka, nejsou pouze klíčovými ukazateli reprodukčního úspěchu, ale také odrážejí ekologické role, které samci a samice mají ve svém prostředí.

Cílem našich studií bylo:

- popsat sexuální dichromatismus v barvě hrdélek u nově objevené populace jinak monomorfní skupiny chameleolisů
- popsat spektrum reflektance (odrazivost) hrdélka nově popsané populace a porovnat ji s hodnotami ostatních druhů chameleolisů
- popsat sexuální dichromatismus a sexuální dimorfismus ve velikosti a tvaru těla mezi jednotlivými druhy chameleolisů
- porovnáním růstových trajektorií mezi pohlavími (ve tvaru hlavy, končetin, síle skusu a velikosti hrdélka) se pokusit objasnit proximální mechanismy vzniku sexuálního dimorfismu u velkého kubánského anolise *Anolis baracoae*

3. Závěr

Předložená disertační práce se zabývá taxonomií, morfologií a biologií kubánských anolisů ze skupiny *Chamaeleolis* a tématem malakofágie.

Dosažené výsledky se dají shrnout následovně:

- Na základě srovnávací morfometrické analýzy měřeného materiálu byl popsán nový druh chameleolise z východní Kuby *Anolis sierramaestrae* sp. nov.
- Na základě srovnávací morfometrické analýzy, spektrofotometrie, vizuálního modelování a analýzy mtDNA byla popsána nově objevená populace sexuálně dichromatických chameleolisů z východní Kuby, která je podle našich výsledků zjevně samostaným a dosud nepopsaným druhem, nejbližším příbuzným druhu *A. porcus*.
- Srovnávací analýzou morfologie velikosti a tvaru těla všech námi měřených druhů chameleolisů nebyl u žádného z nich v těchto znacích prokázán sexuální dimorfismus.
- Analýza mtDNA ukázala, že ze všech námi zkoumaných druhů chameleolisů je nejvzdálenějším druhem *A. barbatus*.
- Srovnávací analýzou morfologie heterodontní dentice a jejich postnatálních změn u čtyř druhů malakofágních chameleolisů (*Anolis barbatus*, *A. chamaeleonides*, *A. guamuhaya* a *A. porcus*) a velkého potravně nesespecializovaného anolise *A. baracoae* jsme zjistili, že kromě vzniku mohutných molariformních zubů u chameleolisů nejsou všechny znaky poukazující na malakofágiu jednotné a zejména u juvenilní dentice se jedná o kombinaci znaků zajišťujících schopnost konzumovat bezobratlé i plže s ulitami.
- Mezi pravděpodobné adaptace k malakofágiu u juvenilní dentice patří rozšíření zubní báze u předních jednohrbolkových zubů, vymizení lingválního sklovinového hřebene na špičce zubů, přítomnost podélného vroubkování (krenulace) na zubní korunce, vysoce posazené boční hrbolky u trojhrbolkových zadních zubů, tendence vytvářet tupý úhel mezi bočními a centrálním hrbolkem u vícehrbolkových zubů a velikostně dominantní centrální hrbolka nad bočními hrbolky.
- U dospělých jedinců to pak je přítomnost mohutných zubů zejména v zadní části čelisti, zaoblené špičky u předních jednohrbolkových zubů, přítomnost podélného vroubkování (krenulace) na lingvální straně zubní korunky a zesílená vrstva dentinu v oblasti báze zubu.

- U chameleolisů (s výjimkou druhu *A. guamuhaya*) jsme také pozorovali malý, nebo žádný nárůst počtu zubů v čelisti v průběhu života. To souvisí s nárůstem velikosti zubů mezi zubními generacemi.
- *A. guamuhaya* vykazuje oproti ostatním druhům výrazný nárůst počtu zubů a jeho ne zcela typické molariformní zuby mají přechodný tvar mezi oblými molariformními zuby a trojhrbolkovými zuby. Tento druh však měl stejně jako ostatní druhy výrazně zesílenou vrstvu dentinu v zubní bázi u kaudálních zubů.
- Kombinace znaků u *A. guamuhaya* napovídá, že tento druh dokáže velmi dobře zpracovávat jak plže s ulitou, tak bezobratlé a malé obratlovce.
- Morfometrická data mezi dvěma příbuznými druhy tejovitých (Teiidae) draceny krokodýlovité (*Dracaena guianensis*) a teju pruhovaným (*Salvator merianae*) ukázala, že mláďata dracen mají delší, širší a vyšší hlavy s většími žvýkacími svaly a tím i větší sílu skusu.
- Mezi adulty draceny krokodýlovité (*Dracaena guianensis*) a teju pruhovaným (*Salvator merianae*) jsou rozdíly v síle skusu minimální.
- Při manipulaci se šneky jsou draceny oproti tejum obratnějši a zpracovávají ulity zejména jazykem, kterým odstraňují úlomky ulit z tlamy, zatímco teju nechává rozdrčené šneky vypadávat na zem a následně je vybírá bez úlomků.
- Draceny zpracovávají šneky precizněji a tudíž i po delší časový úsek než teju, což jim zajišťuje minimální ztráty (adaptace na život ve vodním prostředí).
- Porovnáním růstových trajektorií mezi pohlavími (ve tvaru hlavy, končetin, síle skusu a velikosti hrdélka) u velkého kubánského anolise *Anolis baracoae* se ukázalo, že změny tvaru hlavy a končetin během růstu jsou mezi samci a samicemi stejné, zatímco velikost hrdélka a síla skusu se v určitém věku mezi pohlavími rozcházejí.
- Samcům *A. baracoae* začne hrdélko oproti samicím růst rychleji v době dosažení pohlavní dospělosti, což by mohlo naznačovat velký význam samčích hrdélek v inter- a intrasexuálních interakcích.
- Samci a samice *A. baracoae* se během růstu začnou rozcházet v síle skusu ještě před dosažením pohlavní dospělosti, což by mohlo být ovlivněno tlakem na rozdělení potravních zdrojů mezi pohlavími.

4. Použitá literatura

- Alleman, B. J., & Guillen, G. J. (2017). Prey availability and diet analysis of Texas diamond-backed terrapin (*Malaclemys terrapin littoralis*). *Chelonian Conservation and Biology*, 16(1): 52–61.
- Anderson, R. A., McBrayer, L. D., & Herrel, A. (2008). Bite force in vertebrates: opportunities and caveats for use of a nonpareil whole-animal performance measure. *Biological Journal of the Linnean Society*, 93(4): 709–720.
- Baeckens, S., García-Roa, R., Martín, J., Ortega, J., Huyghe, K., & Van Damme, R. (2017). Fossorial and durophagous: implications of molluscivory for head size and bite capacity in a burrowing worm lizard. *Journal of Zoology*, 301(3): 193–205.
- Bennett, D. (2002). Diet of juvenile *Varanus niloticus* (Sauria: Varanidae) on the Black Volta River in Ghana. *Journal of Herpetology*, 36(1): 116–117.
- Butler, M. A., Schoener, T. W., & Losos, J. B. (2000). The relationship between sexual size dimorphism and habitat use in Greater Antillean *Anolis* lizards. *Evolution*, 54(1): 259–272.
- Butler, M. A., & Losos, J. B. (2002). Multivariate sexual dimorphism, sexual selection, and adaptation in Greater Antillean *Anolis* lizards. *Ecological Monographs*, 72(4): 541–559.
- Butler, M. A. (2007). Vive le difference! Sexual dimorphism and adaptive patterns in lizards of the genus *Anolis*. *Integrative and Comparative Biology*, 47(2): 272–284.
- Butler, M. A., Sawyer, S. A., & Losos, J. B. (2007). Sexual dimorphism and adaptive radiation in *Anolis* lizards. *Nature*, 447(7141): 202–205.
- Cádiz, A., Nagata, N., Díaz, L. M., Suzuki-Ohno, Y., Echenique-Díaz, L. M., Akashi, H. D., Makino T. & Kawata, M. (2018). Factors affecting interspecific differences in genetic divergence among populations of *Anolis* lizards in Cuba. *Zoological Letters*, 4: 1–12.
- Dalhuijsen, K., Alexander, G. J., & Branch, W. R. (2014). A comparative analysis of the diets of *Varanus albigularis* and *Varanus niloticus* in South Africa. *African Zoology*, 49(1): 83–93.
- Dalrymple, G. H. (1979). On the jaw mechanism of the snail-crushing lizards, *Dracaena* Daudin 1802 (Reptilia, Lacertilia, Teiidae). *Journal of Herpetology*, 303–311.

- D'Amore, D. C. (2015). Illustrating ontogenetic change in the dentition of the Nile monitor lizard, *Varanus niloticus*: a case study in the application of geometric morphometric methods for the quantification of shape-size heterodonty. *Journal of Anatomy*, 226(5): 403–419.
- Danaisawadi, P., Asami, T., Ota, H., Sutcharit, C., & Panha, S. (2015). Subtle asymmetries in the snail-eating snake *Pareas carinatus* (Reptilia: Pareasidae). *Journal of Ethology*, 33: 243–246.
- Danaisawadi, P., Asami, T., Ota, H., Sutcharit, C., & Panha, S. (2016). A snail-eating snake recognizes prey handedness. *Scientific reports*, 6(1): 1–8.
- Darwin, C. (1871). *Sexual selection and the descent of man*. London: John Murray.
- de Armas, L. F., & Iturriaga, M. (2019). The Cuban Green anole, *Anolis porcatius* (Squamata: Dactyloidae): catering is the best. *Reptiles & Amphibians*, 26(1): 35–38.
- Delgado, S., Davit-Beal, T., & Sire, J. Y. (2003). Dentition and tooth replacement pattern in *Chalcides* (Squamata; Scincidae). *Journal of Morphology*, 256(2): 146–159.
- De Meyer, J., Irschick, D. J., Vanhooydonck, B., Losos, J. B., Adriaens, D., & Herrel, A. (2019). The role of bite force in the evolution of head shape and head shape dimorphism in *Anolis* lizards. *Functional ecology*, 33(11): 2191–2202.
- de Souza Leite, A. T., Poscai, A. N., & da Silva Casas, A. L. (2021). Revisiting the feeding anatomy of the semi-aquatic lizard *Dracaena guianensis* Daudin, 1801 (Reptilia, Sauria) from the Western Brazilian Amazon. *Journal of Morphological Sciences*, 38.
- Deng, Z., Loh, H. C., Jia, Z., Stifler, C. A., Masic, A., Gilbert, Gilbert, P. U. A., Shahar, R. & Li, L. (2022). Black drum fish teeth: built for crushing mollusk shells. *Acta biomaterialia*, 137: 147–161.
- Dessem, D. (1985). Ontogenetic changes in the dentition and diet of *Tupinambis* (Lacertilia: Teiidae). *Copeia*, 1985(1): 245–247.
- Díaz, L. M., Navarro, N. & Garrido, O. H. (1998). Nueva especie de *Chamaeleolis* (Sauria: Iguanidae) de la Meseta de Cabo Cruz, Granma, Cuba. *Avicennia* 8/9: 27–34.

Dos Santos, M. M., da Silva, F. M., Hingst-Zaher, E., Machado, F. A., Zaher, H. E. D., & da Costa Prudente, A. L. (2017). Cranial adaptations for feeding on snails in species of *Sibynomorphus* (Dipsadidae: Dipsadinae). *Zoology*, 120: 24–30.

Dos Santos, M. M., Klaczko, J., & da Costa Prudente, A. L. (2022). Sexual dimorphism and allometry in malacophagus snakes (Dipsadidae: Dipsadinae). *Zoology*, 153: 126026.

Duméril, A. M. C. & Bibron, G. (1837). *Erpétologie Générale ou Histoire Naturelle Complete des Reptiles*. Vol. 4. Libr. Encyclopédique Roret, Paris, 570 pp.

Estes, R., & Williams, E. E. (1984). Ontogenetic variation in the molariform teeth of lizards. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 4(1): 96–107.

Erickson, G. M., Lappin, A. K., & Vliet, K. A. (2003). The ontogeny of bite-force performance in American alligator (*Alligator mississippiensis*). *Journal of Zoology*, 260(3): 317–327.

Figueirido, B., Tseng, Z. J., & Martín-Serra, A. (2013). Skull shape evolution in durophagous carnivorans. *Evolution*, 67(7): 1975–1993.

Fitch, H. S. (1981). Sexual size differences in reptiles. *Miscellaneous Publications of the Museum of Natural History. University of Kansas* 70: 1–72.

Fong, A. G., Blanco Ojeda, J. (2002). *Anolis smallwoodi* (Chipoyo). Food habits. *Herpetological Review*, 33 (3): 204.

Gandia, A. C., Torres, J., & Rodríguez-Cabrera, T. M. (2022). Anti-predation behavior in bearded anoles (Dactyloidae: *Anolis*, clade *Chamaeleolis*): A review. *Reptiles & Amphibians*, 29(1): 298–304.

Garrido, O. H. (1982). Descripción de una nueva especie cubana de *Chamaeleolis* (Lacertilia: Iguanidae), con notas sobre su comportamiento. *Poeyana*, 236: 1–25.

Garrido, O. H., Pérez-Beato, O., Moreno, L. V. (1991). Nueva especie de *Chamaeleolis* (Lacertilia: Iguanidae) para Cuba. *Caribbean Journal of Science* 27: 162–168.

Garrido, O. H., & Schwartz, A. (1967). Cuban lizards of the genus *Chamaeleolis*. *Quarterly Journal of the Florida Academy of Sciences*, 197–220.

Götz, M. (2002). The feeding behavior of the snail-eating snake *Pareas carinatus* Wagler 1830 (Squamata: Colubridae). *Amphibia-Reptilia*, 23(4): 487–493.

Grubich, J. (2003). Morphological convergence of pharyngeal jaw structure in durophagous perciform fish. *Biological Journal of the Linnean Society*, 80(1): 147–165.

Grubich, J. R., Huskey, S., Crofts, S., Orti, G., & Porto, J. (2012). Mega-Bites: Extreme jaw forces of living and extinct piranhas (Serrasalminidae). *Scientific reports*, 2(1): 1009.

Hass, C. A., Hedges, S. B. & Maxson, L. R. (1993). Molecular insights into the relationships and biogeography of West Indian anoline lizards. *Biochemical Systematics and Ecology* 21: 97–114.

Henningsen, J. P., & Irschick, D. J. (2012). An experimental test of the effect of signal size and performance capacity on dominance in the green anole lizard. *Functional Ecology*, 26(1): 310.

Herrel, A., Damme, R. V., Vanhooydonck, B., & Vree, F. D. (2001). The implications of bite performance for diet in two species of lacertid lizards. *Canadian Journal of Zoology*, 79(4): 662–670.

Herrel, A., De Grauw, E. D., & Lemos-Espinal, J. A. (2001). Head shape and bite performance in xenosaurid lizards. *Journal of Experimental Zoology*, 290(2): 101–107.

Herrel, A., O'reilly, J. C., & Richmond, A. M. (2002). Evolution of bite performance in turtles. *Journal of Evolutionary Biology*, 15(6): 1083–1094.

Herrel, A., Vanhooydonck, B., & Van Damme, R. (2004). Omnivory in lacertid lizards: adaptive evolution or constraint?. *Journal of evolutionary biology*, 17(5): 974–984.

Herrel, A., Podos, J., Huber, S. K., & Hendry, A. P. (2005). Evolution of bite force in Darwin's finches: a key role for head width. *Journal of evolutionary biology*, 18(3): 669–675.

Herrel, A., & O'Reilly, J. C. (2006). Ontogenetic scaling of bite force in lizards and turtles. *Physiological and Biochemical Zoology*, 79(1): 31–42.

- Herrel, A., McBrayer, L. D., & Larson, P. M. (2007). Functional basis for sexual differences in bite force in the lizard *Anolis carolinensis*. *Biological Journal of the Linnean Society*, 91(1): 111–119.
- Herrel, A., & Holáňová, V. (2008). Cranial morphology and bite force in *Chamaeleolis* lizards—adaptations to molluscivory?. *Zoology*, 111(6): 467–475.
- Herrel, A., Petrochic, S., & Draud, M. (2018). Sexual dimorphism, bite force and diet in the diamondback terrapin. *Journal of Zoology*, 304(3): 217–224.
- Holáňová, V., Reháč, I. & Frynta, D. (2012). *Anolis sierramaestrae* sp. nov. (Squamata: Polychrotidae) of the “chamaeleolis” species group from Eastern Cuba. *Acta Societatis Zoologicae Bohemicae* 76: 45–52.
- Holáňová, V. & Zahradníček, O. (2015). Continuously regenerating dentition in anoline lizards: the model of postnatal teeth development leading to changes in tooth shapes and numbers. *Biomedical Papers* 159, Supplement 1, p. 43.
- Hoso, M., Asami, T., & Hori, M. (2007). Right-handed snakes: convergent evolution of asymmetry for functional specialization. *Biology Letters*, 3(2): 169–173.
- Hulsey, C. D., Roberts, R. J., Lin, A. S., Guldberg, R., & Streelman, J. T. (2008). Convergence in a mechanically complex phenotype: detecting structural adaptations for crushing in cichlid fish. *Evolution*, 62(7): 1587–1599.
- Christensen, K., & Melstrom, K. M. (2021). Quantitative analyses of squamate dentition demonstrate novel morphological patterns. *PloS one*, 16(9): e0257427.
- Jenssen, T. A., Greenberg, N., & Hovde, K. A. (1995). Behavioral profile of free-ranging male lizards, *Anolis carolinensis*, across breeding and post-breeding seasons. *Herpetological Monographs*, 41–62.
- Jones, M. E., Pistevos, J. C., Cooper, N., Lappin, A. K., Georges, A., Hutchinson, M. N., & Holleley, C. E. (2020). Reproductive phenotype predicts adult bite-force performance in sex-

reversed dragons (*Pogona vitticeps*). *Journal of Experimental Zoology Part A: Ecological and Integrative Physiology*, 333(4): 252–263.

Koenig, J., Shine, R., & Shea, G. (2001). The ecology of an Australian reptile icon: how do blue-tongued lizards (*Tiliqua scincoides*) survive in suburbia?. *Wildlife Research*, 28(3): 214–227.

Kolmann, M. A., & Huber, D. R. (2009). Scaling of feeding biomechanics in the horn shark *Heterodontus francisci*: ontogenetic constraints on durophagy. *Zoology*, 112(5): 351–361.

Lailvaux, S. P., Herrel, A., VanHooydonck, B., Meyers, J. J., & Irschick, D. J. (2004). Performance capacity, fighting tactics and the evolution of life-stage male morphs in the green anole lizard (*Anolis carolinensis*). *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 271(1556): 2501–2508.

Lailvaux, S. P., & Irschick, D. J. (2007). The evolution of performance-based male fighting ability in Caribbean *Anolis* lizards. *The American Naturalist*, 170(4): 573–586.

Lappin, A. K., Wilcox, S. C., Moriarty, D. J., Stoeppler, S. A., Evans, S. E., & Jones, M. E. (2017). Bite force in the horned frog (*Ceratophrys cranwelli*) with implications for extinct giant frogs. *Scientific reports*, 7(1): 11963.

Leal, M., & Losos, J. B. (2000). Behavior and ecology of the Cuban "chipojos bobos" *Chamaeleolis barbatus* and *C. porcus*. *Journal of Herpetology*, 34(2): 318–322.

Losos, J. B., & Greene, H. W. (1988). Ecological and evolutionary implications of diet in monitor lizards. *Biological Journal of the Linnean Society*, 35(4): 379–407.

Losos, J. B., Jackman, T. R., Larson, A., Queiroz, K. D., & Rodríguez-Schettino, L. (1998). Contingency and determinism in replicated adaptive radiations of island lizards. *Science*, 279(5359): 2115–2118.

Losos, J. B. (2009). *Lizards in an Evolutionary Tree*. University of California Press., Berkeley, 528 pp.

- Mahler, D. L., Lambert, S. M., Geneva, A. J., Ng, J., Hedges, S. B., Losos, J. B., & Glor, R. E. (2016). Discovery of a giant chameleon-like lizard (*Anolis*) on Hispaniola and its significance to understanding replicated adaptive radiations. *The American Naturalist*, 188(3): 357–364.
- Mateo, J. A., & López-Jurado, L. F. (1997). Dental ontogeny in *Lacerta lepida* (Sauria, Lacertidae) and its relationship to diet. *Copeia*, 1997(2): 461–463.
- Marshall, C. D., Guzman, A., Narazaki, T., Sato, K., Kane, E. A., & Sterba-Boatwright, B. D. (2012). The ontogenetic scaling of bite force and head size in loggerhead sea turtles (*Caretta caretta*): implications for durophagy in neritic, benthic habitats. *Journal of Experimental Biology*, 215(23): 4166–4174.
- McCurry, M. R., Mahony, M., Clausen, P. D., Quayle, M. R., Walmsley, C. W., Jessop, T. S., Wroe, S., Richards, H., & McHenry, C. R. (2015). The relationship between cranial structure, biomechanical performance and ecological diversity in varanoid lizards. *PloS one*, 10(6): e0130625.
- Melstrom, K. M. (2017). The relationship between diet and tooth complexity in living dentigerous saurians. *Journal of morphology*, 278(4): 500–522.
- Mendyk, R. W. & Augutine L. (2021). Cranial biofluorescence in the Cuban false chameleon *Anolis barbatus* (Squamata: Dactyloidae): A further character shared with true chameleons (Chamaeleonidae). *Herpetology Notes*, 14: 1315–1317.
- Mercolli, C., & Yanosky, A. (1994). The diet of adult *Tupinambis teguixin* (Sauria Teiidae) in the eastern Chaco of Argentina. *Herpetological Journal*, 4(1): 15–19.
- Mesquita, D. O., Colli, G. R., Costa, G. C., França, F. G., Garda, A. A., & Péres, A. K. (2006). At the water's edge: ecology of semiaquatic teiids in Brazilian Amazon. *Journal of Herpetology*, 40(2): 221–229.
- Montanucci, R. R. (1968). Comparative dentition in four iguanid lizards. *Herpetologica*, 24(4): 305–315.
- Nicholson, K. E., Glor, R. E., Kolbe, J. J., Larson, A., Blair Hedges, S., & Losos, J. B. (2005). Mainland colonization by island lizards. *Journal of Biogeography*, 32(6): 929–938.

- Nicholson, K. E., Harmon, L. J., & Losos, J. B. (2007). Evolution of *Anolis* lizard dewlap diversity. *PLoS one*, 2(3): e274.
- Nicholson, K. E., Crother, B. I., Guyer, C., & Savage, J. M. (2012). It is time for a new classification of anoles (Squamata: Dactyloidae). *Zootaxa*, 3477(1): 1–108.
- Nicholson, K. E., Crother, B. I., Guyer, C., & Savage, J. M. (2014). Anole classification: a response to Poe. *Zootaxa*, 3814(1): 109–120.
- Nicholson, K. E., Crother, B. I., Guyer, C., & Savage, J. M. (2018). Translating a clade based classification into one that is valid under the international code of zoological nomenclature: the case of the lizards of the family Dactyloidae (Order Squamata). *Zootaxa*, 4461(4): 573–586.
- Poe, S. (2004). Phylogeny of anoles. *Herpetological Monographs*, 18: 37–89.
- Poe, S. (2013). 1986 Redux: New genera of anoles (Squamata: Dactyloidae) are unwarranted. *Zootaxa*, 3626(2): 295–299.
- Poe, S., Nieto-Montes de Oca, A., Torres-Carvajal, O., De Queiroz, K., Velasco, J. A., Truett, B., Gray L. N., Ryan M. J., Köhler G., Ayala-Varela F., Latella I., & Latella, I. (2017). A phylogenetic, biogeographic, and taxonomic study of all extant species of *Anolis* (Squamata; Iguanidae). *Systematic biology*, 66(5): 663–697.
- Pregill, G. (1984). Durophagous feeding adaptations in an amphisbaenid. *Journal of Herpetology*, 18: 186–191.
- Presch, W. (1974). A survey of the dentition of the macroteiid lizards (Teiidae: Lacertilia). *Herpetologica*, 344–349.
- Reilly, S. M., McBrayer, L. D., & White, T. D. (2001). Prey processing in amniotes: biomechanical and behavioral patterns of food reduction. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 128(3): 397–415.
- Rieppel, O. & Labhardt, L. (1979). Mandibular mechanics in *Varanus niloticus* (Reptilia: Lacertilia). *Herpetologica* 35: 158–163.

- Rodríguez-Cabrera, T. M., Torres, J., Mancina, C. A., Marrero, R., Alfonso, Y. U., & Savall, E. M. (2020). New localities and distribution models inform the conservation status of the endangered lizard *Anolis guamuhaya* (Squamata: Dactyloidae) in central Cuba. *Phyllomedusa: Journal of Herpetology*, 19(1): 13–33.
- Rodríguez Schettino, L. (1999). *Iguanid lizards of Cuba*. University Press of Florida. 428 pp.
- Rodríguez Schettino L. (2003). *Anfibios y reptiles de Cuba*. UPC Print, Vaasa, Finlandia. 169 pp.
- Rodríguez Schettino, L., C. A. Mancina, and V. Rivalta. (2013). Reptiles of Cuba: Checklist and geographic distributions. *Smithsonian Herpetological Information Service*, 144: 1–96.
- Rühr, P. T., Edel, C., Frenzel, M., & Blanke, A. (2024). A bite force database of 654 insect species. *Scientific Data*, 11(1): 58.
- Santana, S. E., Dumont, E. R., & Davis, J. L. (2010). Mechanics of bite force production and its relationship to diet in bats. *Functional Ecology*, 24(4): 776–784.
- Savitzky, A. H. (1983). Coadapted character complexes among snakes: fossoriality, piscivory, and durophagy. *American Zoologist*, 23(2): 397–409.
- Shea, G. (2006). Diet of two species of bluetongue skink, *Tiliqua multifasciata* and *Tiliqua occipitalis* (Squamata: Scincidae). *Australian Zoologist*, 33(3): 359–368.
- Stamps, J. A. (1983). Territoriality and the defense of territories. In: Huey, R. B., Pianka, E. R., & Schoener, T. W. (Eds.). *Lizard Ecology: Studies of a Model Organism*. Harvard University Press. pp 507.
- Steffen, J. E. (2009). An assessment of allometry for sexual size dimorphism in mainland anoles. *South American Journal of Herpetology*, 4(3): 245–252.
- Tokarz, R. R., Paterson, A. V., & McMann, S. (2005). Importance of dewlap display in male mating success in free-ranging brown anoles (*Anolis sagrei*). *Journal of Herpetology*, 39(1): 174–177.
- Torres, J., Pérez-Penichet, C., & Torres, O. (2014). Predation attempt by *Tropidophis melanurus* (Serpentes, Tropidophiidae) on *Anolis porcus* (Sauria, Dactyloidae). *Herpetology Notes*, 7: 527–529.

- Uetz, P., Freed, P., Aguilar, R., Reyes, F., Kudera, J. & Hošek, J. (eds.) (2024) The Reptile Database, <http://www.reptile-database.org>, accessed 3 October 2024.
- Valido, A., & Nogales, M. (2003). Digestive ecology of two omnivorous Canarian lizard species (*Gallotia*, Lacertidae). *Amphibia-reptilia*, 24(3): 331–344.
- Wilga, C. D., & Motta, P. J. (2000). Durophagy in sharks: feeding mechanics of the hammerhead *Sphyrna tiburo*. *Journal of Experimental Biology*, 203(18): 2781–2796.
- Williams, E. E. (1972). The origin of faunas. Evolution of lizard congeners in a complex island fauna: a trial analysis. *Evolutionary Biology: Volume 6*, 47–89.
- Williams, E. E. 1983. Ecomorphs, faunas, island size, and diverse end points in island radiations of *Anolis*. In R. B. Huey, E. R. Pianka, and T. W. Schoener, (Eds.). *Lizard ecology: studies of a model organism*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts. USA.
- Winkler, D. E., Schulz-Kornas, E., Kaiser, T. M., & Tütken, T. (2019). Dental microwear texture reflects dietary tendencies in extant *Lepidosauria* despite their limited use of oral food processing. *Proceedings of the Royal Society B*, 286(1903): 20190544.
- Wittorski, A., Losos, J. B., & Herrel, A. (2016). Proximate determinants of bite force in *Anolis* lizards. *Journal of anatomy*, 228(1): 85–95.
- Zahradnicek, O., Horacek, I., & Tucker, A. S. (2012). Tooth development in a model reptile: functional and null generation teeth in the gecko *Paroedura picta*. *Journal of anatomy*, 221(3): 195–208.

5. *Anolis sierramaestrae* sp. nov. (Squamata: Polychrotidae) of the “chamaeleolis” species group from Eastern Cuba

Veronika Holáňová, Ivan Reháček & Daniel Frynta

Acta Societatis Zoologicae Bohemicae (2012) 76: 45–52

6. Discovering an Antillean *Anolis* (Squamata: Polychrotidae) with contrasting sexual dichromatism in otherwise sexually monomorphic “chamaeleolis” group

Veronika Holáňová Zahradníčková, Andran Abramjan, Klára Palupčíková, Ivan Rehák & Daniel Frynta

Acta Societatis Zoologicae Bohemicae (2017) 81: 31–47

7. Postnatal dentition changes in the Cuban False Chameleons: adaptation to a dietary shift

Veronika Zahradníčková, Mária Hovořáková, Abigail S. Tucker, Martin Bartoš, Ivan Rehák & Oldřich Zahradníček

Journal of Vertebrate Biology, submitted 11. 6. 2024, rukopis je v recenzním řízení

8. Built to Bite: Feeding Kinematics, Bite Forces, and Head Shape of a Specialized Durophagous Lizard, *Dracaena guianensis* (Teiidae)

Vicky Schaerlaeken, Veronika Holanova, Renaud Boistel, Peter Aerts, Petr Velensky, Ivan Rehak, Denis Vieira Andrade & Anthony Herrel

Journal of Experimental Zoology Part A: Ecological Genetics and Physiology (2012) 317(6): 371–381

9. Differential growth of naturally and sexually selected traits in an *Anolis* lizard

Bieke Vanhooydonck, Katleen Huyghe, Veronika Holáňová, Stefan Van Dongen & Anthony Herrel

Journal of Zoology (2015) 296(4): 231–238

10. Příloha 1

Následující rukopis není součástí vlastní disertační práce, ale jeho výsledky jsou tematicky s prací provázané a tak je zařazen jako příloha.

Cranial morphology and bite force in *Chamaeleolis* lizards—adaptations to molluscivory?

Anthony Herrel & Veronika Holanová

Zoology (2008) 111(6): 467–475

11. Příloha 2

Následující rukopis není součástí vlastní disertační práce, ale jeho téma souvisí s touto prací a tak je zařazen jako příloha.

Copulation and oviposition in the Green-blotched Giant Anole, *Anolis smallwoodi* (Squamata: Dactyloidae), from southeastern Cuba

Yasel U. Alfonso, Veronika Holanova & Kenneth L. Krysko

IRCF Reptiles & Amphibians (2014) 21(4): 108–115