

**Univerzita Karlova v Praze
Přírodovědecká fakulta**

Studijní program: Biologie
Studijní obor: Biologie



Marek Brindzák

Vliv altitudy na životní strategie a fyziologické nastavení ptáků

Effect of altitude on avian life histories and physiology

Bakalářská práce

Školitel: doc. Mgr. Tomáš Albrecht, Ph.D.

Praha, 2017

Prohlášení:

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

V Praze,

Podpis

Poděkování

Rád bych poděkoval svému školiteli Tomášovi Albrechtovi za jeho pomoc, za nekonečnou shovívavost a trpělivost při práci se mnou, Káje a rodině za podporu a Honzovi za modlitby.

Abstrakt

Teorie pace-of-life syndromů předpokládá, že různé druhy využívající podobné životní strategie si budou po fyziologické stránce podobnější než příbuzné druhy využívající odlišné strategie. Přestože jsou ptáci z hlediska životních strategií a fyziologie značně studovanou skupinou, není doposud jasné, jakým způsobem jsou tyto vlastnosti ovlivňovány altitudou. Nicméně dlouhodobě známý posun životních strategií a fyziologického nastavení ptáků podél latitudinálního gradientu s výskytem pomalého životního tempa zaměřeného na budoucí reprodukci typického pro oblast tropů a rychlého životního tempa upřednostňujícího aktuální reprodukci typického pro oblast mírného pásu nám může podat představu o tom, jak ptáci řeší kompromis mezi investicemi do reprodukce a přežívání v závislosti na prostředí. Tato práce srovnává efekt altitudy na vybrané znaky životních strategií a fyziologie u ptáků, tato zjištění jsou dále dávana do kontextu s latitudinálními změnami. První část práce popisuje efekt latitudy a altitudy na vybrané aspekty znaky životních strategií, v druhé části je pozornost věnovaná altitudinálnímu vlivu na fyziologické nastavení ptáků.

Klíčová slova: altituda, latituda, životní strategie, ptáci, fyziologie, hormony, velikost snůšky, přežívání, reprodukce

Abstract

The pace-of-life syndrome theory proposed that species with similar life-histories share physiological traits that are more similar than species with different life-histories. Despite the fact that life-histories and physiology are well studied in birds it is still unknown how altitude changes these traits. However, shifts in life-histories across latitudinal gradients, with slow pace characterized by high investment to the future reproduction in tropics and fast pace of life characterized by high to the actual reproduction in temperate, is well know. From this knowledge we can assume how birds solve the trade-of between survival and reproduction based on the environmental conditions. This thesis summarizes effect of altitude on selected life-histories and physiology traits, the findings are compared with latitudinal changes. The first part of thesis is focused on describing latitudinal and altitudinal effect on selected avian life-histories traits. The second part deals with the altitudinal effect on the selected physiological traits in birds. Birds breeding at high altitude exhibit novel pace of life with life-histories similar to a slow pace but with physiology more similar to face pace.

Key words: altitude, latitude, life-histories, physiology, birds, hormones, cluch size, survival, reproduction

Obsah

1	Úvod.....	8
2	Životní strategie ptáků.....	10
2.1	Vliv latitudy na životní strategie ptáků	10
3	Vliv altitudy na životní strategie ptáků	12
3.1	Charakteristické znaky prostředí vysokých nadmořských výšek	12
3.1.1	Abiotické a biotické podmínky	12
3.2	Životní strategie ptáků s měnící se s nadmořskou výškou	13
3.2.1	Velikost snůšky	14
3.2.2	Velikost vajec	14
3.2.3	Péče o potomstvo.....	15
3.2.4	Období hnízdní sezóny	15
3.2.5	Přežívání.....	16
3.3	Vliv altitudy na životní strategie a jeho srovnání s vlivem latitudy	17
4	Vliv altitudy na fyziologii	17
4.1	Metabolismus	18
4.2	Hemoglobin.....	19
4.3	Hormony.....	21
4.3.1	Testosteron	21
4.3.2	Kortikosteron.....	23
4.4	Imunologie.....	25
5	Závěr.....	26
6	Reference.....	28

1 Úvod

Životní strategie živočichů jsou souborem vlastností (například velikost snůšky nebo počet hnízdních událostí), odrážejících jejich úsilí maximalizovat fitness. Jedná se tak o určitý kompromis mezi investicemi do současné a budoucí reprodukce, protože nelze efektivně investovat do rozmnožování a přežívání současně (Stearns 1992). Životní strategie lze seřadit podél „slow-fast“ kontinua, přičemž takzvané pomalé životní strategie jsou charakteristické vyššími investicemi do přežívání a budoucí reprodukce, zatím rychlé životní strategie vedou k maximalizaci aktuální reprodukce (Ricklefs, 2000).

Výhodnost konkrétní strategie je dána v první řadě prostředím, na které se musí organismy adaptovat. V rámci Země lze sledovat jasný latitudinální trend kdy prostředí v tropech je charakteristické svojí stabilitou, stálou potravní nabídkou, a u některých skupin obratlovců tak může favorizovat pomalé životní strategie. Naopak v oblastech mírného pásu, který je charakteristický krátkou rozmnožovací sezónou a razantními cyklickými změnami podnebí, se častěji vyskytují druhy s rychlými životními strategiemi (Ricklefs and Wikelski, 2002; McNamara *et al.*, 2008). V rámci latitudy (zeměpisná šířka) se také může měnit intenzita biotických interakcí, zahrnujících například i interakce parazit hostitel (Schemske *et al.* 2009), a tudíž i investice organismu do obrany (např. imunity). Se změnou nadmořské výšky (též altitudy) dochází v prostředí ke změnám, jejichž charakter je podobný změnám pozorovaným podél latitudinálního gradientu (například teplota, sezonabilita), a bylo by tak logické očekávat obdobný výskyt životních strategií podél altitudinálního gradientu (Hille and Cooper, 2015).

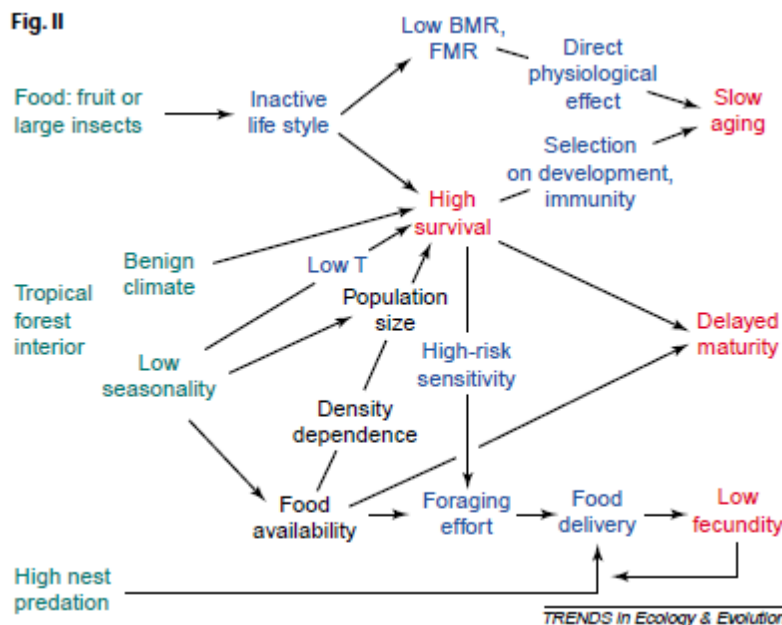
Individuální i adaptivní odpověď organismů na dané prostředí je zásadně ovlivňována fyziologickými funkcemi (například endokrinní systém) a společně s vývojem životních strategií se vyvíjí i chování, molekulární a fyziologické nastavení druhů (Obr. 1.), které úzce souvisí se vznikem a projevem těchto strategií (Ricklefs and Wikelski, 2002). Teorii o životních strategiích tak rozšiřuje teorie „pace-of-life-syndromů“, která předpokládá, že druhy využívající stejných strategií si budou vzájemně fyziologicky podobnější, než druhy lišící se v těchto strategiích a to napříč taxony (Wiersma *et al.*, 2007; Réale *et al.*, 2010).

Cílem této práce je zmapovat aspekty životních strategií a souvisejících fyziologických vlastností měnících se s altitudou u ptáků a pokusit se identifikovat, zdali tyto změny vykazují určitý gradient podobně jako je tomu u latitudy. Zároveň budou tyto aspekty konfrontovány s již známými výsledky působení latitudinálního gradientu. Práce bude zaměřená na vybrané charakteristické znaky související s přežíváním a reprodukcí: velikost snůšky, velikost vajec,

úroveň rodičovské péče a přežívání. Z fyziologických znaků se bude věnovat úrovni metabolismu, endokrinologii a struktuře hemoglobinu.

2 Životní strategie ptáků

Životní strategie představují soubor vlastností spojených s reprodukcí a přežíváním, výsledné strategie jsou určitým kompromisem mezi alokací energie do konkrétních znaků. Ke znakům spojeným s reprodukcí patří velikost snůšky, počet mláďat ve snůšce, schopnost hnízdit vícekrát za sezonu, intenzita rodičovské péče, rychlost dospívání. Pomalé životní strategie jsou charakteristické nižším počtem mláďat, větší velikostí vajec, opakovaným hnízděním, intenzivnější rodičovskou péče a pomalejším dospívání mláďat (Ricklefs, 2000; Wikelski and Ricklefs, 2001). Tyto strategie jsou určovány abiotickými faktory v podobě klimatu a s ním spojenou sezonalitou prostředí, spolu s biotickými faktory, jakými je predace nebo riziko parazitárních nákaz (Martin, 1995).



Obr. 1. Znázornění vztahu mezi jednotlivými složkami chování a fyziologie jedince (modře), prostředím, v tomto případě tropický les (zeleně), ekologickou odpovědí ekosystému (černě) a prvky přežívání (červeně) u ptáků. Z obrázku jasně vyplývá komplexnost vztahu mezi prostředím a odpovědí jedince, zahrnující endokrinní mechanismy (T), změny metabolismu nebo například investice do imunitního systému (Ricklefs and Wikelski, 2002).

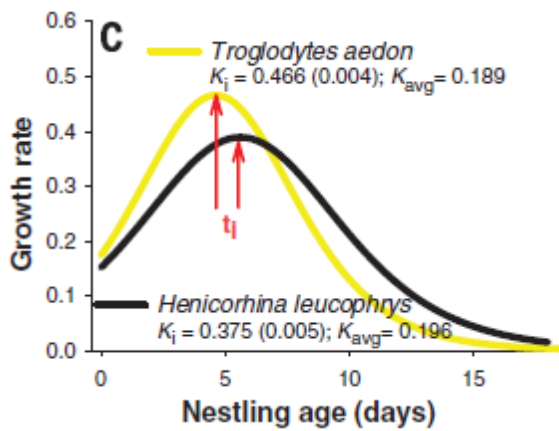
2.1 Vliv latitudy na životní strategie ptáků

Životní strategie se mění podél latitudinálního gradientu s výskytem životních strategií pomalého tempa v tropech, naopak rychlé životní tempo a charakteristické znaky doprovázející toto tempo se vyskytují v mírném pásu (Wiersma *et al.*, 2007).

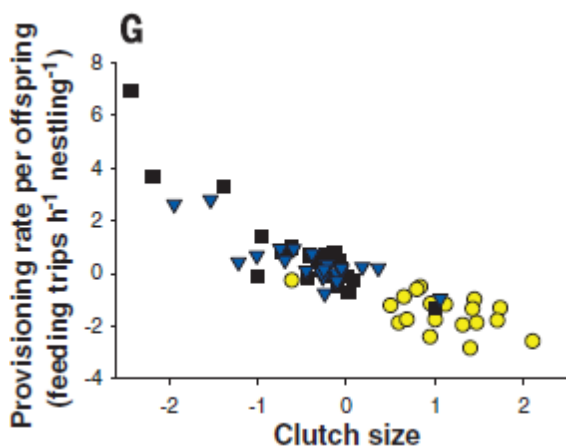
S latitudou stoupá velikost snůšky a snižuje se velikost vajec, avšak počet snůšek je menší, vzhledem ke kratším hnízdícím sezónám a s tím spojenou limitací potravou, je tedy výhodnější vyprodukovat větší počet mláďat, pokud to aktuální podmínky dovolují. V tropech jsou hnízdící sezony naopak delší a hlavním faktorem ovlivňujícím hnízdění se jeví vyšší úroveň predace hnízd, jako odpověď na tlak ze strany predátorů je upřednostňováno menší, hůře naležitelné hnízdo s menším počtem větších vajec (Biancucci and Martin, 2010). Ptáci v tropických

oblastech vykazují delší dobu inkubace, která vede k větším a odolnějším potomkům (Martin, 2002), zároveň se rodiče o svá mláďata déle starají, krmí je a mláďata zůstávají delší dobu v jejich teritoriu (Schaefer *et al.*, 2004).

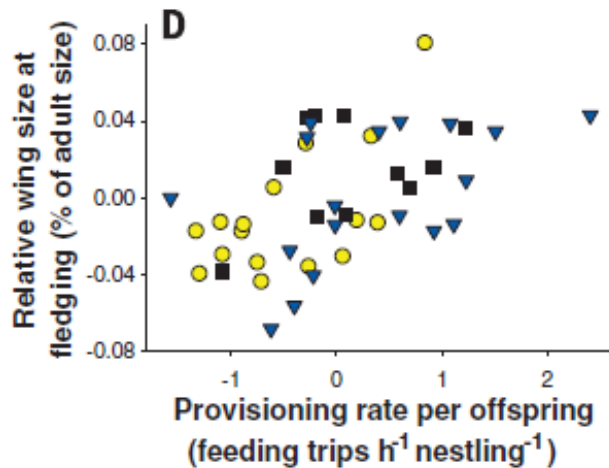
V souvislosti s tím dosahují pohlavní dospělosti ve vyšším věku než druhy mírného pásu (Russell *et al.*, 2004). Nižší počet mláďat umožňuje intenzivnější rodičovskou péči (Obr. 3.), která je příčinou stabilnějšího růstu mláďat u tropických druhů. Vrchol růstové křivky u nich nedosahuje hodnot druhů temperátních (Obr. 2.), po dosažení tohoto vrcholu však rostou rychleji, díky tomu mají při opuštění hnízda větší křídla (Obr. 4.), následkem čehož snáze unikají predaci (Martin, 2015).



Obr. 2. Rozdíl mezi růstovou křivkou temperátního střízlíka zahradního (*Troglodytes aedon*) a tropického střízlíka šedoprstého (*Henicorhina leucophrys*). Červeně inflexní bod. (Martin, 2015)



Obr. 4. Míra péče o mláďě klesá se zvyšující se snůškou, Černě – Venezuela (tropy) modře – Malajsie (tropy), žlutě – Arizona (temperát) (Martin, 2015).



Obr. 3. Vztah mezi rozměrem křídel u mláďat v závislosti na rodičovské péči. Černě – Venezuela (tropy) modře – Malajsie (tropy), žlutě – Arizona (temperát) (Martin, 2015).

Z fyziologických vlastností, lze u druhů žijících v tropech pozorovat nižší BMR (*basal metabolic rate*) (Wikelski *et al.*, 2003; Tieleman *et al.*, 2005) společně s nižšími nároky na termoregulaci a produkci tepla (Wiersma *et al.*, 2007). Tropické druhy také investují více do imunitního systému: mají větší koncentraci leukocytů a větší slezinu než příbuzné temperátní druhy (Møller, 1998). Během common-garden experimentu s vrabcem domácím (*Passer domesticus*) byla zjištěna stabilní imunitní odpověď po dobu celého roku u tropických vrabců,

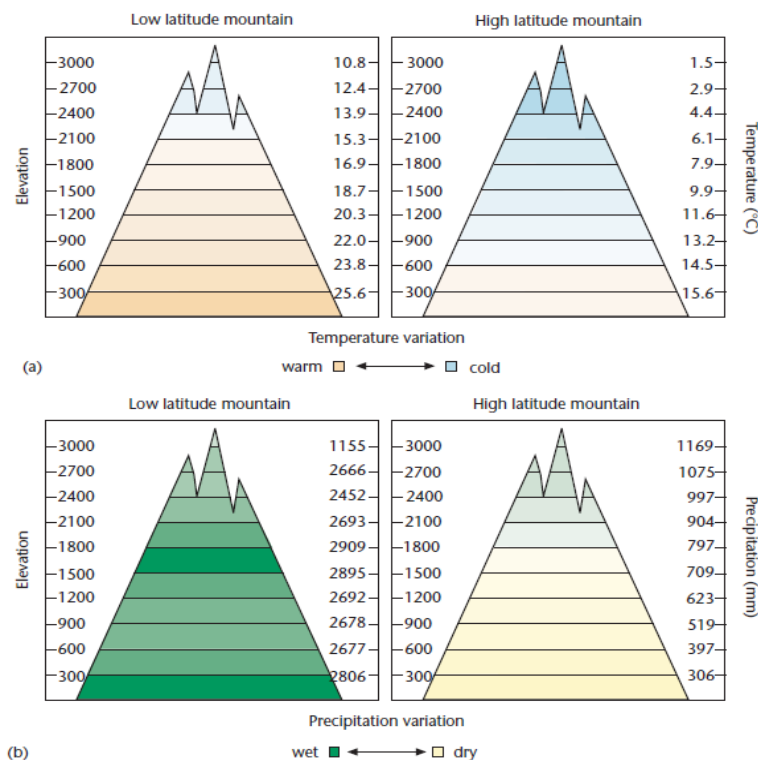
zatímco u temperátních docházelo k sezónním změnám v imunitní odpovědi (nižší během časné hnízdní sezóny a vyšší během pozdní hnízdní sezóny a mimo hnízdní sezónu) (Martin *et al.*, 2004). Tyto vlastnosti, které lze pozorovat u druhů žijících v oblastech nižší zeměpisné šířky odpovídají pomalý životním strategiím, kdy organismy investují do přežití, budoucí reprodukce a kvality potomků na úkor momentálního počtu mláďat.

3 Vliv altitudy na životní strategie ptáků

3.1 Charakteristické znaky prostředí vysokých nadmořských výšek

3.1.1 Abiotické a biotické podmínky

Se stoupající altitudou dochází k výrazným změnám životních podmínek, se kterými se musí organismy vyrovnat. Jednotlivá horská prostředí jsou unikátní, u některých faktorů lze však pozorovat globální altitudinální gradient (Körner, 2007). Jak stoupá nadmořská výška, dochází k ubývání dostupné plochy, to může mít za následek nižší počet druhů a menší populace



Obr. 5. Vztah mezi altitudou a teplotou (a), vztah mezi altitudou a množstvím srážek (b) (McCain and Grytnes, 2010)

(Grytnes and McCain, 2013). Toto však nemusí platit globálně, na Mount Cameroon byl pozorován negativní vztah mezi velikostí plochy a velikostí populací, avšak počet druhů klesal s nadmořskou výškou. Důvodem by mohlo být, že druhy schopné udržovat větší populace spíše přežijí díky vyšší schopnosti specializace nebo vlivem nižší konkurence (Ferenc *et al.*, 2016)

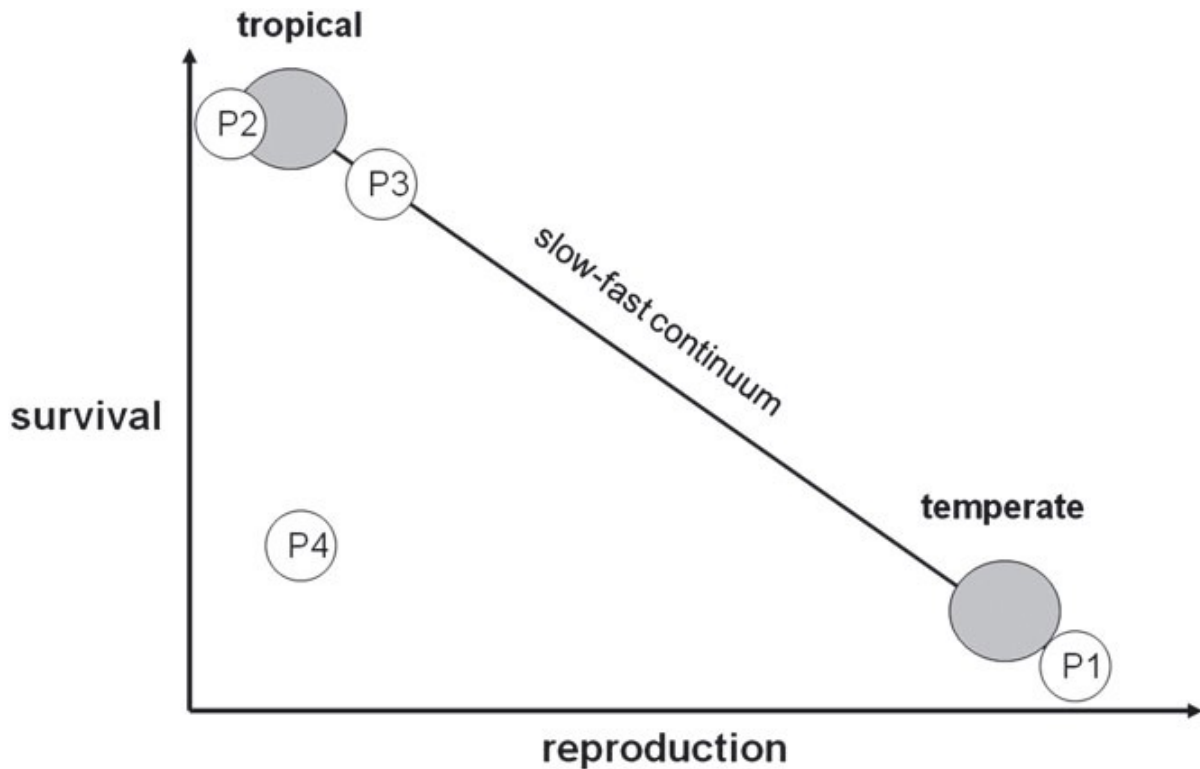
Důležitými faktory měnícími se s altitudou jsou klimatické faktory, například radiace slunečního záření, která se zvyšuje se stoupající nadmořskou výškou. Pro druhy je podstatná skutečná dávka záření, která se k nim dostane, což je odvislé od oblačnosti, která je naopak místně specifická (Körner, 2007). Podstatným faktorem ovlivňujícím život ve vysokých nadmořských výškách je atmosférický tlak, který klesá zhruba o 11 % na výškový kilometr, z počáteční hodnoty 1013 hPa při hladině moře (Allen *et al.*, 1998): s touto změnou se musí organismy vyrovnat, aby dokázaly zajistit efektivní přenos plynů, potřebný k správnému fungování metabolismu. Zásadním faktorem měnícím se s nadmořskou výškou je i teplota (Obr. 5), klesající na výškový kilometr průměrně o 0,6°C (Barry, 2008). Pokles teploty může vést k poklesu primární produkce a tím k poklesu potravních zdrojů, a tedy k větším nákladům na jejich vyhledávání a získávání. S klesající teplotou se zároveň zvyšují náklady na růst, reprodukci, vývoj či úroveň basálního metabolismu, navíc je nutná větší investice do termoregulace (Boyle *et al.*, 2016). Prodloužená doba vývoje zapříčiněná nižšími teplotami vede u severoamerických pěvců k nárůstu rizika predace mláďat v době hnízdění (Conway and Martin, 2000). Nicméně teplota jako hlavní faktor určující sezónnost a tím danou například dobu hnízdění může být v tropických oblastech nahrazena srážkami (Lloyd *et al.*, 2001; Boyle *et al.*, 2010), které mohou výrazně vstoupit do vztahu mezi nadmořskou výškou a primární produktivitou. Srážky vykazují altitudinální gradient v temperátních oblastech, zatímco v tropických oblastech dochází k častým vznikům zonálních efektů ve středních oblastech (Obr. 5.).

Se zvyšující se altitudou zároveň může klesat riziko predace (Boyle, 2008), ale výzkum na Mount Cameroon nenašel přímou souvislost mezi mírou predace hnízd a altitudou, zásadní efekt na predaci měl typ hnízda v souvislosti s vegetačním pokryvem podél altitudinálního gradientu (Djomo Nana *et al.*, 2015). Klesá i počet parazitických nákaz a počet jejich vektorů (Zamora-Vilchis *et al.*, 2012). Schemske *et al.* (2009) ukázal, že míra biotických interakcí měnících se s latitudou může mít vliv na investice do imunitního systému (Schemske *et al.*, 2009). Lze tak očekávat podobný vliv u změny biotických interakcí v rámci altitudy.

3.2 Životní strategie ptáků s měnící se s nadmořskou výškou

Vzhledem k určité podobnosti podmínek měnících se s vzrůstající latitudou a altitudou, jakými jsou pokles teploty a s tím spojená vyšší sezonalita, ve stoupající nadmořské výšce tropických oblastí zároveň výrazně ovlivněná srážkovým režimem, poklesem predace a nižším množstvím parazitických onemocnění (viz výše), dá se předpokládat podobný posun životního tempa na slow-fast kontinuu po altitudinálním gradientu, jaký pozorujeme

u latitudinálního gradientu: rychlé životní tempo u druhů obývajících horská prostředí, a naopak pomalé životní tempo u nížinných druhů (Obr. 6).



Obr. 6. Předpokládaný možný vývoj strategií s vzrůstající altitudou. P1 představuje model, kdy podobnost mezi podmínkami v temperátu a horským prostředím bude selektovat na vznik stejných životních strategií a pomalého životního tempa. P2 představuje hypotézu, že tropické prostředí je stejně jako horské prostředí určitým extrémem, což má za následek vznik podobného životního tempa. P4 představuje možnost pomalého životního tempa, ale s hodnotou přežití podobnou spíše druhů se rychlým životním tempem. P3 je unikátní strategie typická pro druhy obývající vyšší nadmořské výšky, která kombinuje pomalé životní strategie s některými fyziologickými a behaviorálními znaky rychlého životního tempa: tento scénář se momentálně jeví jako nejpodloženější (Obr. 4.) (Hille a Cooper 2015)

3.2.1 Velikost snůšky

U 20 z 24 zkoumaných párů příbuzných druhů a poddruhů pěvců převážně z hor centrální Asie a nížin střední Evropy byla zjištěna menší velikost snůšky ve vyšších nadmořských výškách (Badyaev a Ghalambor 2001), což je v rozporu s pozorovaným latitudinálním trendem, kdy na podobné podmínky (kratší hnízdní sezóna, nižší úroveň predace) reagují ptáci zvětšením snůšky. Důvodem může být snaha vyprodukovat méně mláďat, ale v takové kondici, kdy budou spíše schopna přežít v nehostinných podmínkách, které budou následovat po relativně krátké hnízdní sezóně (Bears *et al.*, 2009).

3.2.2 Velikost vajec

Ptáci obývající vyšší nadmořské výšky si mohou díky menší snůšce dovolit větší vejce, přičemž velikost vajec může úzce souviset se životaschopností mláďat, a to hlavně v období

těsně po vylíhnutí (Christians, 2002). S altitudou roste velikost vajec například u populací bělokura běloocasého (*Lagopus leucura*) (Wilson and Martin, 2011), oddělených zhruba 2000 m n. m., což je stejně jako v případě velikosti snůšky opačný trend, než pozorujeme se stoupající latitudou. Větší vejce by mohly být přímým následkem menších snůšek, kdy díky selekci na malé snůšky ve vyšších nadmořských výškách mohly druhy investovat energii do velikosti vajec (Hille and Cooper, 2015). Dalším vysvětlením rostoucí velikosti vajec, by mohl být vztah mezi velikostí vajec a tělem dospělců. S altitudou dochází ke zvětšování těla dospělců, možným důvodem je snižování teploty a nároků na termoregulaci, kdy větší tělo umožňuje ukládat více tělesného tuku a zároveň má menší poměr povrchu k objemu, což reguluje ztráty tepla (Meiri and Dayan, 2003; Blackburn *et al.*, 2007). U větších vajec jsou vlivem nižšího poměru mezi povrchem vejce a jeho objemem tepelné ztráty rovněž redukovány (Rahn *et al.*, 1977; Martin, 2008).

3.2.3 Péče o potomstvo

Druhy pěvců hnízdící ve vyšších nadmořských výškách navštěvují hnízdo a krmí mláďata častěji než příbuzné druhy nižších nadmořských výšek. Spolu s tímto trendem se zvyšuje samčí účast na péči o mláďata: samci zastávají v průměru 55,6 % veškeré rodičovské péče u druhů hnízdících ve vyšší nadmořské výšce, oproti 45,6 % u níže hnízdících příbuzných druhů (Badyaev and Ghalambor, 2001). Vzhledem k chladnějšímu podnebí a nižší potravní nabídce je vyšší tlak na účast obou rodičů v péči o mláďata. Pro zapojení samců do péče o mláďata je důležitá jistota paternity, které může být částečně dosaženo monogamií druhů, výzkum ukázal, že u různých druhů pěnkavovitých je monogamie vyšší u druhů hnízdících ve vyšší nadmořské výšce, samci vykazují méně druhotných pohlavních znaků a pohlavní dimorfismus je nižší (Badyaev, 1997). Dalším důvodem pro častější návštěvy hnízda, vyšší zapojení samců a preferenci monogamních svazků může být nižší úroveň predace hnízd, která je hlavně v tropech výrazně vyšší a návštěvy hnízda jsou tak méně časté (Martin, 1995; Martin *et al.*, 2007).

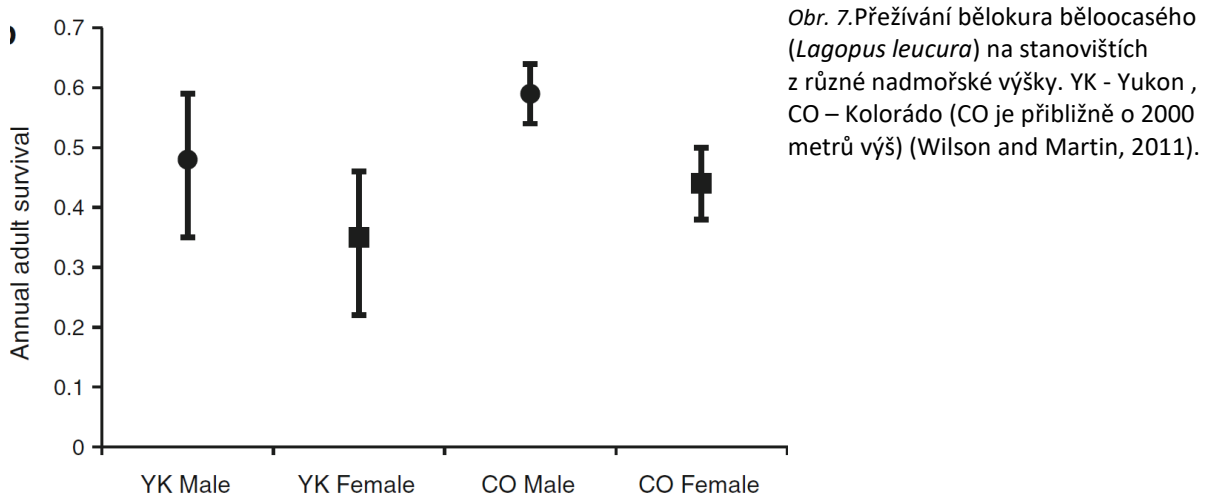
3.2.4 Období hnízdní sezóny

Kratší období hojnosti potravních zdrojů a příznivého klimatu přirozeně ústí v kratší hnízdní sezónu a menší možnosti opakovaného hnízdění (Bears *et al.*, 2009). V důsledku toho některé druhy hnízdí později, čímž snižují riziko, že ztratí snůšku vlivem nepříznivých klimatických podmínek, jako je například delší doba sněhové pokrývky. V alpinském prostředí Kanady lze tuto strategii pozorovat u strnadce skvrnitého (*Passerculus sandwichensis*) (Martin *et al.*, 2009). Opačnou strategií může být začít hnízdit co nejdříve, což skýtá takto hnízdícím

druhům možnost stihnout znovu zahrnout, když o první snůšku vlivem nepříznivých podmínek přijdou. Takto se chová kupříkladu linduška horská (*Anthus spinoletta*), hnízdící v Alpách (Bollmann, 2001). Doba hnízdění, tedy doba inkubace a vývoje mláďat, se s nadmořskou výškou zvyšuje (Badyaev and Ghalambor, 2001), což koreluje s faktem, že druhy produkují menší počet větších vajec ve snaze zajistit dostatečně silná mláďata vzhledem k nadcházejícím nepříznivým podmínkám.

3.2.5 Přežívání

Vyšší úroveň přežívání může být přímým důsledkem nižšího predančního rizika (Badyaev and Ghalambor, 2001), zároveň díky nižšímu riziku predace investují rodiče více energie do starosti o mláďata a ta opouštějí hnízdo v lepší kondici. Kratší hnízdní sezóna a



Obr. 7. Přežívání bělokura běloocasého (*Lagopus leucura*) na stanovištích z různé nadmořské výšky. YK - Yukon, CO – Kolorádo (CO je přibližně o 2000 metrů výš) (Wilson and Martin, 2011).

menší počet mláďat, o která se musí dospělci starat by mohly vysvětlovat vyšší přežívání dospělců, kterým tak po skončení hnízdění zůstává dostatek energie na následné nepříznivé období (Hille and Cooper, 2015). Ve vyšších nadmořských výškách byla dokázána vyšší míra přežívání jedinců do další sezóny (jak mláďat, tak dospělců) u strnadce skvrnitého (*Passerculus sandwichensis*) (Martin *et al.*, 2009) a strnadce zimního (*Junco hyemalis*) (Bears *et al.*, 2009) v Kanadě. Výzkumy prováděné na bělokurech také ukázaly vyšší míru přežívání populací bělokura běloocasého (*Lagopus leucura*) (Obr. 8.) a bělokura rousného (*Lagopus lagopus*) hnízdících ve vyšší altitudě než populace z nížinného prostředí (Sandercock *et al.*, 2005; Wilson and Martin, 2011). Možnou příčinou by mohl být nižší hnízdní úspěch, díky kterému samice nemusí bránit mláďata, nebo jiná skladba predátorů, protože u níže hnízdících druhů hrozí hnízdícím samicím nebezpečí od orla skalního (*Aquila chrysaetos*) a kalouse pustovky (*Asio flammeus*) (Wilson and Martin, 2011). Stejně jako latitudinální migrace může zvýšit šance na přežití u migrujících druhů, tak migrace do nižších poloh může být způsobem jak přečkat období nedostatku potravy a zvýšit tak šance na přežití.

3.3 Vliv altitudy na životní strategie a jeho srovnání s vlivem latitudy

Navzdory podobnosti prostředí vysoké latitudy a altitudy se životní strategie druhů provázejících jejich gradient liší (Obr. 9). Stejný trend lze pozorovat pouze u počtu snůšek, který je nižší v obou případech, a u rodičovské péče, která je naopak v obou případech vyšší. Těmito vlastnostmi se vyznačují druhy žijící ve vyšších nadmořských výškách, využívající strategii odpovídajícím rychlému životnímu tempu, stejně jako je tomu u druhů obývajících vyšší zeměpisné šířky. Rychlému životnímu tempu zároveň odpovídá zvyšující se úroveň metabolismu po obou gradientech (Hille and Cooper, 2015). Zbytek vlastností, jako je velikost snůšky, velikost vajec a délka vývoje, odpovídá spíše strategiím pomalého životního tempa,

Trait	Prevailing latitudinal trend	Prevailing elevational trend	Contrast	Prediction
Clutch size	+	–	Different	P2
Egg size	–	+	Different	P2
Parental nest attendance	+	+	Same	P1
Number of clutches	–	–	Same	P1
Development period	–	+	Different	P2
Reproductive success	Varied	Varied	Same	P1
Survival	–	+	Different	P2
Metabolic rate	+	+	Same	P1

Obr. 8. Porovnání zjištěných životních strategií napříč latitudinálním i altitudinálním gradientem, P2 – pomalé životní tempo, P1 rychlé životní tempo (viz Obr. 6.) (Hille and Cooper, 2015)

kteří je vlastní tropickým druhům (Obr. 6.). Hille a Cooper (2015) vzhledem ke kombinaci životních strategií, odpovídajícím oběma životním tempům, předpokládají vznik unikátního životního tempa, které kombinuje pomalé životní strategie s fyziologickým nastavením druhů s rychlým životním tempem, reagujícího na podmínky ve vyšších nadmořských výškách (Obr. 6.). Výše shrnuté poznatky odpovídají tomuto závěru, ale většina dat získaných z horských prostředí byla pořízena v oblastech mírného pásu a je tedy otázkou, zdali by data z tropických oblastí tyto závěry podpořila.

4 Vliv altitudy na fyziologii

Životní strategie jsou silně závislé na fyziologickém nastavení organismů, které jim umožňuje dosažení určitých kompromisů, díky nimž mohou přerozdělovat energii a dosáhnout životního tempa potřebného pro dané prostředí. Fyziologické nastavení a jeho vztah mezi

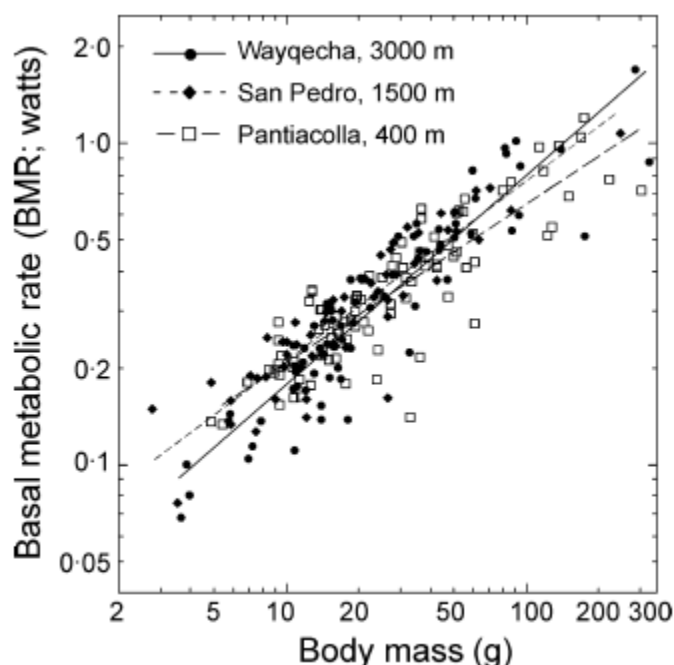
chováním a životními strategiemi je tak klíčovým pro dosažení ideálního životního tempa (Ricklefs and Wikelski, 2002).

4.1 Metabolismus

Metabolismus je základním fyziologickým procesem, pomocí kterého organismy nakládají s energií. Výzkum tohoto procesu lze provádět za několika podmínek. Měřit lze hodnotu basálního metabolismu (BMR), což je hodnota metabolismu v termo neutrálním prostředí při klidovém stavu. Dalším typem je *resting metabolic rate* (RMR), kdy je měřen metabolismus za klidového stavu, ale zasazuje se do širšího kontextu celého organismu a okolního prostředí. Vrcholový metabolismus (PMR) je maximální dosažená míra metabolismu vyvolána chladem nebo aktivitou (Rosenmann and Morrison, 1974). Celkový denní výdej energie, včetně BMR, termoregulace, pohybu, rozmnožování a dalších aktivit pak shrnuje *field metabolic rate* (FMR) (Nagy *et al.*, 1987).

Předpokládá se, že druhy s rychlými životními strategiemi budou mít zároveň vyšší hodnotu metabolismu, zatímco druhy s pomalými strategiemi budou mít nižší hodnotu metabolismu. Tento předpoklad byl prokázán v komparativní studii, porovnávající 69 tropických druhů ptáků s 59 druhů mírného pásu. Bylo zjištěno, že tropické druhy mají o 17,8 % nižší BMR než temperátní druhy a PMR nižší o 34 % (Wiersma *et al.*, 2007). Toto zjištění podporuje teorii, že míra metabolismu souvisí úzce s pozicí životní strategie na slow-fast kontinuu. Londoño *et al.* (2015) zkoumal rozdíly hodnoty BMR mezi 253 ptačími druhy podél 2,6 km výškového gradientu v Peru, zároveň porovnával výsledky z tropických oblastí v Peru a Panamě a nakonec mezi tropickým a temperátními druhy (Londoño *et al.*, 2015). Latitudinální gradient v hodnotě metabolismu byl potvrzen, přičemž druhy hnízdící v mírném pásu měly v průměru o

14,1 % vyšší BMR než tropické druhy. Nadmořská výška však neměla na BMR vliv, druhy



Obr. 9. Vztah mezi tělesnou hmotností (g) a basálním metabolismem (BMR) napříč altitudinálním gradientem (Londoño *et al.* 2015)

14,1 % vyšší BMR než tropické druhy. Nadmořská výška však neměla na BMR vliv, druhy

podél altitudinálního gradientu se nelišily v hodnotě metabolismu (Obr. 10.). Vzhledem k podobným klimatickým podmínkám panujícím v oblastech vyšší latitudy i altitudy a současné absenci rozdílu v BMR podél altitudinálního gradientu lze předpokládat, že BMR nemusí být primárně určováno prostředím, případně že rozdíly v životních strategiích v rámci zvoleného altitudinálního gradientu nebyly tak výrazné jako jsou v rámci latitudy (Hille and Cooper, 2015; Boyle *et al.*, 2016).. Například velikost snůšky se v rámci altitudinálního gradientu v Peru patrně neměnila. To by mohlo vysvětlovat absenci rozdílů v hodnotě BMR mezi tamními nížinnými a horskými druhy, protože i přes rozdílnost jejich prostředí je možné, že obě tyto skupiny volily pomalé životní strategie a vykazují i pomalé životní tempo charakterizované pomalým metabolismem. V mírném pásu se s nadmořskou výškou metabolismus naopak zvyšuje, což dokládá výzkum populací poddruhů strnadce bělokorunkatého (*Zonotrichia leucophrys*) v oblasti Sierra Nevada v Kalifornii, jejichž denní výdej energie (DEE) dosahoval hodnot vyšších průměrně o 24 % u horského poddruhu (*Z. l. oriantha*), zatímco poměr DEE a BMR dosahoval nižších hodnot u populace nížinného poddruhu (*Z. l. nuttalli*) (2.1 oproti 2.6). Denní výdej energie byl odvislý od teploty (Weathers *et al.*, 2002). Podobné výsledky byly získány z Jihoafrické Republiky u strdimilů ametystových (*Chalcomitra amethystina*), jejichž hodnoty BMR i RMR se snižovaly spolu s klesající nadmořskou výškou v závislosti na teplotě (Lindsay *et al.*, 2009). Na rozdíl o práce Londoña (2015) se však tyto výzkumy zabývaly rozdíly mezi populacemi jednotlivých druhů. U tropických druhů je menší hodnota BMR vysvětlitelná menší velikostí orgánů, zásadně se podílejících na metabolismu (například srdce, játra, slinivka břišní, ledviny, pohlavní orgány) a příčně pruhované svaloviny létacích svalů, vůči celkové hmotnosti těla. (Wiersma *et al.*, 2012). K této redukci velikosti mohla přispět volba pomalých životních strategií, které nepotřebují vysokou úroveň metabolismu. U horských druhů nejsou zatím dostatečná data o velikosti orgánů a jejich vztahu k metabolismu.

4.2 Hemoglobin

Hypoxické prostředí vyšších nadmořských výšek vede k adaptacím na fyziologické, molekulární i orgánové úrovni. Krátkodobé adaptace vyžadující rychlou odpověď jsou většinou charakteristické změnami v hladině efektorů hemoglobinu, například inositol pentafosfátu (IPP) u ptáků, který napomáhá uvolňování kyslíku do tkání (Rollema and Bauer, 1979; Weber and Fago, 2004). Dlouhodobé adaptace se většinou projevují na orgánové úrovni a změnami v hemoglobinu (Hb). Kvůli nižšímu parciálnímu tlaku kyslíku (dále pO_2) je potřeba optimalizovat afinitu hemoglobinu, protože nižší pO_2 vyžaduje maximalizaci saturace kyslíkem, ale zároveň musí docházet k efektivnímu uvolňování O_2 do tkání.

Hemoglobin obratlovců se nachází v červených krvinkách, a skládá se ze dvou α řetězců a dvou β řetězců, přičemž každá podjednotka obsahuje hem a globinovou část, která je charakteristická svými aminokyselinami. Hemoglobin se vyskytuje ve dvou stavech, jedním je nízko afinní T (*tense, napjatý*) stav, kdy Hb nemá navázaný O_2 , ten se vyskytuje v tkáních. Vysoko afinní R (*relaxed, relaxovaný*) stav se vyskytuje na povrchu dýchacích orgánů (Weber, 2007). Většina ptáků exprimuje dvě formy hemoglobinu, izoformu A (HbA), ta představuje zhruba 70 % ptačího hemoglobinu, a méně četnou izoformu D (HbD). Obě formy mají stejné β řetězce, ale odlišné α řetězce. HbD má také vyšší afinitu k O_2 oproti HbA (Hiebl *et al.*, 1989; Sanna *et al.*, 2007). Výjimku představuje sup krahuřový (*Gyps ruepelli*), který je s výskytem ve výšce 11 300 m n. m. nejvýše létajícím ptačím druhem na světě, ten exprimuje čtyři izoformy hemoglobinu (A, A', D, D'). Jednotlivé izoformy se liší v α řetězcích, HbA' má na rozdíl od HbA na α_{34} Ile namísto Thr, díky čemuž není T stav hemoglobinu tak stabilní, což zvyšuje afinitu k O_2 u izoform A', D a D'. Zároveň mají HbD/D' na pozici α_{38} Gln na rozdíl od Pro u HbA/HbA', to pomáhá stabilizovat vysokoafinní R stav (Hiebl *et al.*, 1988; Weber *et al.*, 1988; Weber, 2007). Dalším příkladem substituce aminokyselin je husa indická (*Anser indicus*), která má výrazně vyšší afinitu k O_2 , než její příbuzná husa velká (*Anser anser*) obývající nižší nadmořské výšky. Husa indická má na α_{119} Ala namísto Pro, díky tomu je přerušen kontakt mezi α_{119} a β_{155} a dochází tak k destabilizaci T struktury a zvýšení afinity Hb pro O_2 . Stejný mechanismus zvýšení afinity hemoglobinu využívá i husice andská (*Chloephaga melanoptera*), u které dochází ke změně Leu na Ser na pozici β_{55} (Hiebl *et al.*, 1987; Jessen *et al.*, 1991). V nadmořské výšce mezi 2600 4200 m n. m. žije tibetské plemeno kura domácího (*Gallus gallus*), které má mutaci na pozici α^{D32} , dochází tak substitucí Met za Leu, díky tomu vzniká hydrofobnější prostředí, které vede ke stabilizaci hemu a vyšší afinitě k O_2 . Ta je výrazně vyšší než u příbuzných plemen z nížinných oblastí. Při hnízdním pokusu v inkubátoru bylo simulováno hypoxické prostředí odpovídající 4200 m n. m.: zatímco horská plemena měla úspěšnost 70-80 %, u plemen nížinných to byla pouze 3 % (Gou *et al.*, 2005). Další pokus na kurech domácích byl proveden v peruánských Andách, kde jedince narozené v nadmořské výšce 4000 metrů přesunuli do 139 metrů. U původně horských jedinců byla výrazně větší afinita k O_2 , ta však v nízké nadmořské výšce přetrvala pouze do F2 generace. Kur byl do And introdukován relativně nedávno (před zhruba 500 lety) (León-Velarde *et al.*, 1997), z čehož by mohlo vyplývat, že adaptace potřebné pro život v hypoxickém prostředí lze získat v poměrně krátké době. To by podporovala i zjištění, že se často hemoglobin druhů či populací obývajících prostředí různé nadmořské výšky a vykazujících rozdílnou afinitu k O_2 liší pouze v jedné aminokyselině. Výzkum na 15 druzích pěvců zahrnujících druhy

sýkorovitých, lejskovitých, drozdovitých, pěnicovitých, mlynaříkovitých a timáliovitých, z nadmořských výšek 1000, 1500, 2100, 2650, 2800, 3000 m n. m. v Himalájích ukázal odlišné strategie u altitudinálních migrantů a rezidentních druhů v koncentraci hemoglobinu. Strategie himalájských pěvců migrujících na zimu z vysoko položených oblastí do nižších nadmořských výšek se liší od strategií rezidentů, kteří toto prostředí obývají po celý rok. Obě skupiny sice navyšují koncentraci hemoglobinu, ale u migrantů toho bylo dosaženo navyšováním počtu erytrocytů, zatímco rezidentní druhy navyšovaly koncentraci hemoglobinu v erytrocytech (MCHC) (Barve *et al.*, 2016).

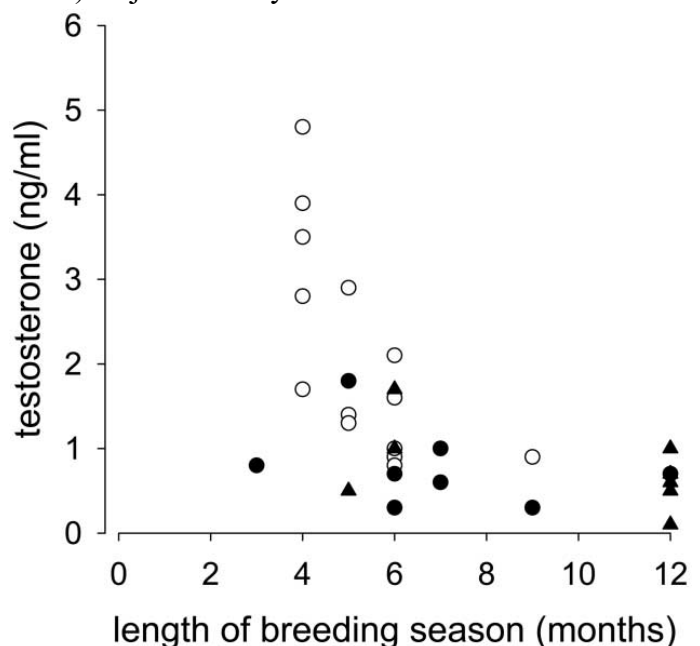
4.3 Hormony

Endokrinní systém je klíčovým mechanismem odpovědi organismů na podmínky dané prostředím. Na tyto podmínky reagují produkcí hormonů, kterými kontrolují a mění fyziologii a chování (například redukuje agresivitu, reprodukční chování, únikové chování nebo hledání potravy). Díky těmto funkcím jsou hormony jedním z hlavních mediátorů při nastavení životních strategií a přechodů mezi jednotlivými životními cykly, spolu s jejich specifickým fyziologickým vyladěním (Jacobs and Wingfield, 2000).

4.3.1 Testosteron

Testosteron je hlavním hormonem účastnícím se kontroly reprodukčních životních strategií, strategií souvisejících s přežíváním a vzájemného vztahu těchto strategií. Ovlivňuje spermatogenezi, expresi sekundárních pohlavních znaků, pohlavní chování (námluvy, kopulaci) a agresivitu (teritorialita, obrana samice). U jedinců s vyšší hladinou testosteronu tak dochází k zvýšení investice do reprodukce, zvětšování teritorií a častějšímu polygamnímu chování, ale zároveň se snižuje přežívání, investice do péče o mláďata (Dufty, 1989; Reed *et al.*, 2006) a může docházet k relokaci zdrojů do imunitního systému nebo k imunosupresivnímu vlivu testosteronu (Wikelski and Ricklefs, 2001; McGraw and Ardia, 2007).

Hlavním faktorem ovlivňujícím hladinu testosteronu u ptáků je délka hnízdní sezóny (Obr. 12.), po dobu hnízdění se

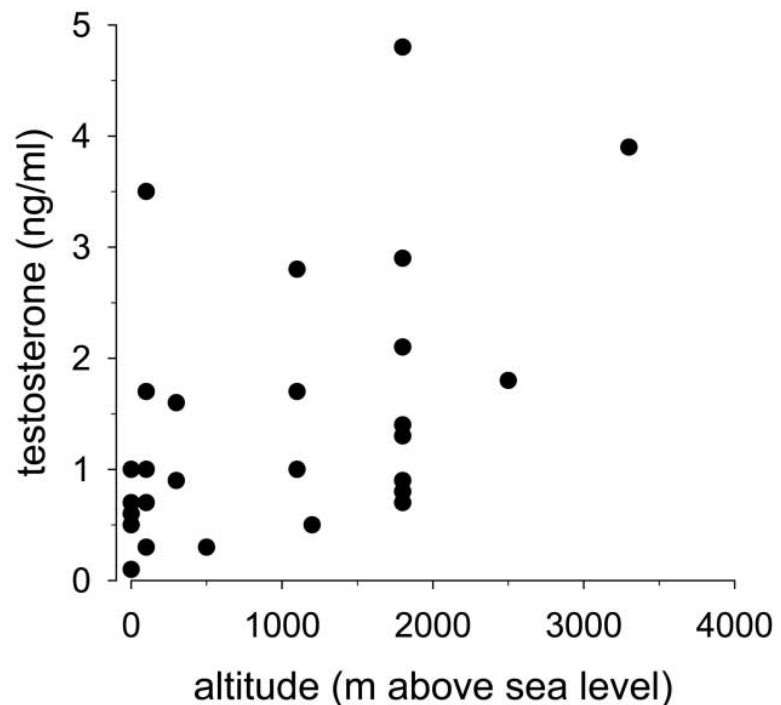


Obr. 10 Vztah mezi délkou hnízdní sezóny a hladinou testosteronu. (Goymann *et al.*, 2004)

zvyšuje produkce testosteronu kvůli potřebě získat a ubránit teritorium po krátkou dobu, během které panují příznivé podmínky pro hnízdění. Naopak druhy, které mají celoroční teritoria, mají nižší hladiny testosteronu (Goymann *et al.*, 2004).

Ptačí druhy mírného pásu mají výrazně nižší hladinu testosteronu oproti tropickým druhům (Goymann *et al.* 2004, Hau *et al.* 2005). Toto zjištění odpovídá předpokladu, že hladiny testosteronu jsou úzce svázány s délkou hnízdní sezóny a s náklady spojenými s obhajobou teritorií a investicí do aktuální reprodukce. Na druhou stranu, tropické druhy obhajují svá teritoria celoročně a hnízdí opakovaně během dlouhotrvající sezóny. V souvislosti s tím mají nižší hladiny testosteronu, díky čemuž se mohou vyhnout negativním efektům spojeným s vysokou hladinou testosteronu a zároveň mohou v případě potřeby reagovat pouze krátkodobým zvýšením hladiny testosteronu. Tohoto zvýšení může být využíváno, když je nezbytné reagovat na sociální interakce nebo jarní vymezování teritoria (Wikelski *et al.*, 1999).

Dalším důvodem pro nižší hladinu testosteronu v tropech, může být vyšší počet parazitů a nemocí (Zamora-Vilchis *et al.*, 2012). Díky nízké hladině testosteronu může být investováno více energie do imunitního systému a zajistit si tak vyšší šance na přežití a možnost budoucí reprodukce (McGraw and Ardia, 2007; Evans *et al.*, 2015).



Výše zmíněné faktory se mění podél altitudinálního gradientu

Obr. 11 Vztah mezi nadmořskou výškou a hladinou testosteronu (Goymann *et al.*, 2004)

podobně jako podél latitudinálního. Obdobně jako u latitudy bylo zjištěno, že hladina testosteronu se u tropických ptáků zvyšuje spolu s rostoucí nadmořskou výškou (Obr. 13.) (Goymann *et al.*, 2004). Druhy ve vyšších nadmořských vykazují podobnost v životních strategiích s druhy mírného pásu (Boyle *et al.*, 2016) a lze tak očekávat, že hladina testosteronu se bude snižovat se zvyšující se nadmořskou výškou, vzhledem k jeho úloze v regulaci životních strategií (Moore *et al.*, 2002). Tuto hypotézu podporuje i nižší riziko parazitárních onemocnění ve vyšších nadmořských výškách (Attenborough *et al.*, 1997; Basnyat *et al.*, 2001),

díky kterému by druhy nemusely řešit kompromis mezi hladinou testosteronu a investice do imunitního systému.

Dosavadní výsledky naznačují, že hladina testosteronu se mění na slow-fast kontinuu, s vysokými hladinami testosteronu u druhů s rychlými životními strategiemi a nízkými hladinami testosteronu u druhů s pomalými životními strategiemi.

4.3.2 Kortikosteron

Kortikosteron je hlavním glukokortikoidem ptáků, uplatňuje se v regulaci imunitního systému, energetického metabolismu, ovlivňuje příjem energie, její ukládání a následné využívání. Zároveň hraje klíčovou roli v odpovědi organismů na stres, kdy dochází během krátké doby k výraznému zvýšení hladiny kortikosteronu, vlivem čehož se životní strategie posunou směrem k přežívání dospělců na úkor aktuálního reprodukčního úspěchu. Při zvýšení hladiny kortikosteronu je potlačeno reprodukční chování, zvýšená lokomoční aktivita spojená s únikovým chováním a zvýšené funkce imunitního systému (Dhabhar and McEwen, 1997; Sapolsky *et al.*, 2000).

Basální hladina kortikosteronu by tak měla být vyšší u druhů čelících sezónnímu prostředí, vyznačujícímu se vyššími nároky na regulaci metabolismu, a nakládajících s omezeným množstvím zdrojů energie. Naopak vyšší hladinu kortikosteronové odpovědi na

stres by měla být u druhů ve stabilním prostředí

s dlouhotrvající hnízdní sezonou, které

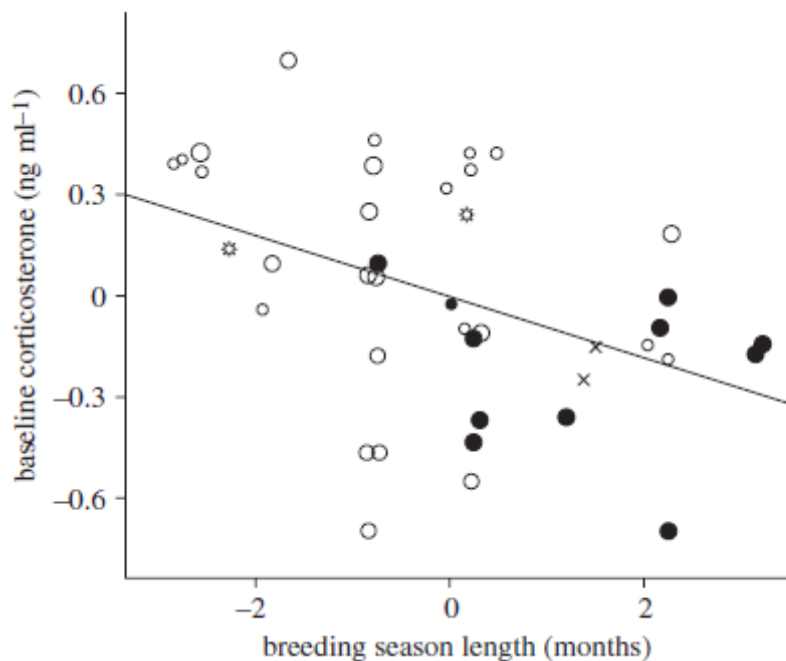
umožňuje znovu zahnízdit. V tomto

prostředí tak převládá tlak na přežívání dospělců schopných

účastnit se budoucí reprodukce (Bókony *et*

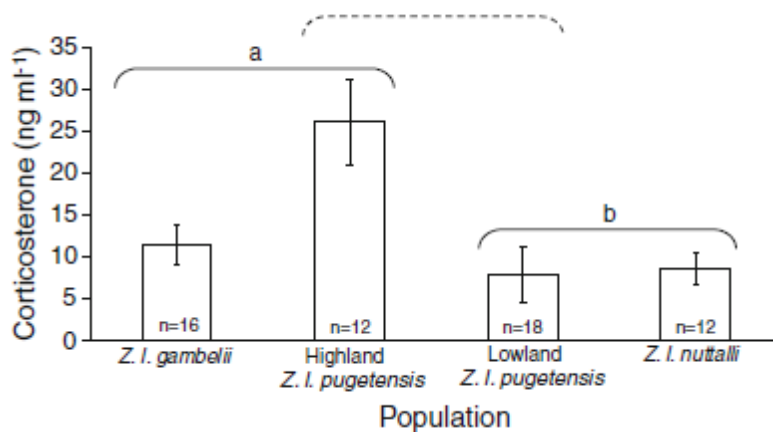
al., 2009; Hau *et al.*, 2010).

Lze tak očekávat, že



Obr. 12. Délka hnízdní sezony ve vztahu s bazální hladinou kortikosteronu (Hau *et al.*, 2010)

hladina kortikosteronu se bude měnit na slow-fast kontinuu, kdy druhy s rychlými životními strategiemi budou mít vyšší bazální hladinu kortikosteronu. Druhy s pomalými životními strategiemi budou mít naopak nízkou bazální hladinu kortikosteronu, ale vyšší kortikosteronovou odpověď na stres (Ricklefs and Wikelski, 2002).

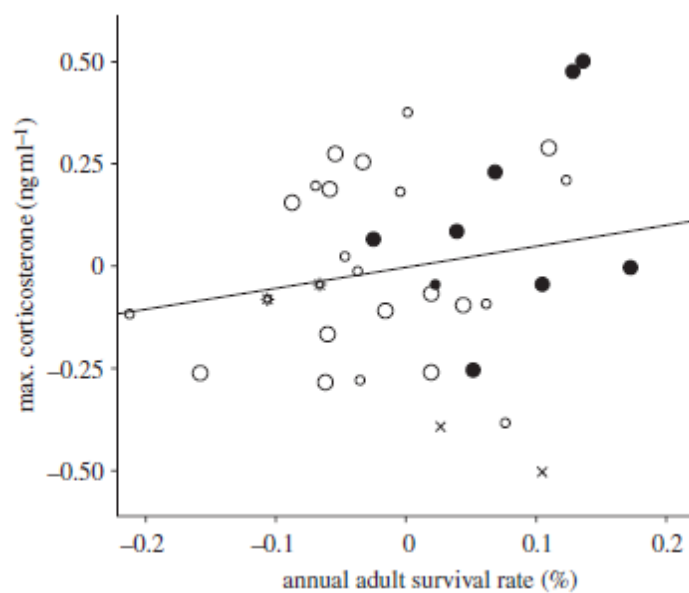


Obr. 13. Rozdíly v hladině kortikosteronu v rámci altitudy u strnadce bělokorunkatého (*Zonotrichia leucophrys*) (Addis *et al.*, 2011).

prostředí, díky čemuž je nutnost mít vyšší bazální hladinu kortikosteronu, aby byly organismy schopné účinně nakládat s energií, kterou je nutné během krátkého období investovat do reprodukce. Stejné podmínky (vyšší metabolismus, vyšší sezonalita a kratší hnízdní období) pozorujeme i v podmínkách vyšší nadmořské výšky, bazální hladina kortikosteronu tak je vyšší i u populací strnadce bělokorunkatého (*Zonotrichia leucophrys*) (Obr. 16.) obývajících toto prostředí (Pereyra and Wingfield, 2003; Addis *et al.*, 2011).

Kortikosteronová odpověď na stres je úzce spjatá s tělesnou hmotností druhů, přičemž menší druhy vykazují vyšší hladiny kortikosteronu při stresových situacích, což může být zapříčiněno jejich vyšším metabolismem (Hau *et al.*, 2010). S hladinou kortikosteronové odpovědi je také spjata přežívání

Bazální hladina kortikosteronu klesá s délkou hnízdní sezony (Obr. 15.), zároveň mají nižší basální hladinu testosteronu tropické druhy (avšak ty mají zároveň delší hnízdní sezónu) (Hau *et al.*, 2010). Úroveň metabolismu je vyšší v prostředí s krátkou hnízdní sezónou a vyšší sezonalitou



Obr. 14. Maximální hladina kortikosteronu, vyjadřující kortikosteronovou odpověď na stres, ve vztahu s přežíváním dospělců (Hau *et al.*, 2010)

dospělců (Obr. 18.), protože jedincům s pomalými životními strategiemi se vyplatí spíše přežít a pokusit se rozmnožit v budoucnosti. Naopak druhy s vysokou mortalitou, obývající vysoce sezonní prostředí, by měly raději investovat do reprodukce vzhledem k nejistotě další reprodukční příležitosti. Druhy mírného pásu a druhy vyšších nadmořských výšek tak mohou favorizovat nižší kortikosteronovou odpověď na stres, zatímco tropické druhy mají vyšší kortikosteronovou odpověď na stres, díky čemuž zvyšují svou šanci na přežití. Avšak Addis (2011) zjistil vyšší hladinu kortikosteronové odpovědi u strnadce bělokorunkatého (*Zonotrichia leucophrys pugetensis*), který obývá vyšší nadmořské výšky než jeho příbuzné poddruhy, ale k jeho rozšíření do horských oblastí došlo teprve v nedávné době (zhruba 60 let) a porovnávané poddruhy nebyly vystaveny stejné úrovni stresu (Addis *et al.*, 2011). Vyšší hladina kortikosteronové odpovědi v takovémto prostředí by mohla souviset s možností migrace do nižších poloh za účelem úniku před stresem, případně by mohla podpořit rychlejší zotavovací reakce (Wingfield *et al.*, 1998; Breuner and Hahn, 2003; McEwen and Wingfield, 2003).

4.4 Imunologie

Investice do imunitního systému může hrát podobně důležitou roli jako například investice do rozmnožování (Lochmiller and Deerenberg, 2000). Vzhledem k nárokům, které vyžaduje investice do imunitního systému, by bylo pro druhy s rychlým životním tempem, vyznačujícím se kratší dobou života a z ní plynoucí nižší šanci na opakovaný střet s patogenem, výhodnější investovat méně do imunitních reakcí a v rámci nich se zaměřit na reakce nespecifické. (Martin *et al.*, 2006). Druhy vykazující se pomalým životním tempem (delší doba života poskytující možnost opakovaného setkání s patogenem) by měly investovat do silné a rychlé imunitní odpovědi, díky čemuž by zvýšily své šance na budoucí reprodukci. Tieleman *et al.* (2015) pozoroval baktericidní imunitní odpověď u 12 tropických druhů ptáků a zjistil negativní vztah mezi baktericidní aktivitou a BMR (Tieleman *et al.*, 2005), toto zjištění podporuje teorii, že druhy s pomalejším životním tempem investují více do imunitního systému. Imunitní systém je zároveň úzce provázán s ostatními fyziologickými mechanismy (viz kapitola 4.3 výše), kupříkladu imunokompetence může být určujícím faktorem pro velikost snůšky, kdy počet mláďat je vyšší u dospělců s vyšší imunokompetencí (Martin *et al.*, 2001).

Lze očekávat vyšší investice do imunitního systému u tropických a nížinných druhů: tyto druhy využívají pomalých životních strategií a je tak pro ně výhodnější oddálit či minimalizovat investice do aktuální reprodukční události za cenu investice do imunitního systému a přežití. Zároveň jsou tato prostředí bohatší na parazity a je tu tak větší tlak na lokaci

zdrojů do imunitního systému (Attenborough et al. 1997; Basnyat et al. 2001, Schemske et al. 2009).

U ptáků není známy vliv altitudy na imunitní systém, avšak u člověka byl pozorován vliv hypoxického prostředí na vrozenou a adaptivní imunitu, přičemž v tomto prostředí dochází ke zvýšené podpoře buněk nespecifické imunity (neutrofilů, makrofágy) a naopak dochází k potlačení a inhibici buněk hrajících roli ve specifické imunitní odpovědi (T lymfocyty, dendritické buňky) (Sica *et al.*, 2011). Lze tedy předpokládat podobný vliv na imunitní systém ptáků.

5 Závěr

Tato práce se zabývá změnami vybraných charakteristických znaků životních strategií ptáků a s nimi souvisejících vybraných fyziologických vlastností podél altitudinálního gradientu. Současně tyto znaky a vlastnosti zasazuje do kontextu již hojně prozkoumaného gradientu latitudinálního, který do určité míry ovlivňuje podmínky prostředí podobným způsobem.

Stejně jako latitudinální, tak i altitudinální gradient má zásadní vliv na evoluci životních strategií a s ní spojenou evolucí fyziologických adaptací, kterými organismy reagují na podmínky daného prostředí. U ptáků se se zvyšující se nadmořskou výškou zmenšuje velikost snůšky, zvětšuje velikost vajec, zvyšuje se rodičovská péče, snižuje se počet hnízdních událostí během sezóny, zvyšuje se délka vývoje a zvyšuje se úroveň přežívání. Zároveň se mění i fyziologické vlastnosti související s životními strategiemi: BMR (*basal metabolic rate*) se patrně zvyšuje s altitudou pouze v mírném pásu, dochází k navýšení koncentrace hemoglobinu v buňkách, zároveň dochází k specifickým substitucím aminokyselin, které zajišťují efektivnější přenos kyslíku hemoglobinem, zvyšuje se hladina hormonů (testosteronu a kortikosteronu) a snižuje se hodnota kortikosteronové odpovědi. Zároveň podmínky vyšších nadmořských výšek indukují nižší investice do imunitního systému z důvodu nižšího ohrožení parazitickými nákazami, předpokládaný efekt však není doložen dostatkem exaktních studií.

I přes podobné podmínky vázané na oba gradienty se výsledné znaky mnohdy liší (velikost snůšky, velikost vajec, délka vývoje a úroveň přežívání), zatímco fyziologické vlastnosti sledují stejný trend. Hill & Cooper (2016) v tomto případě naznačují, že u horských druhů ptáků se jedná o unikátní typ životního tempa, které je typické pro horská prostředí

a vyznačuje se znaky pomalých životních strategií, ale zároveň má fyziologické vlastnosti rychlého životního tempa.

Problémů porozumění altitudinálnímu gradientu a jeho vztahu k životnímu tempu je hned několik. Zásadní problém je v nedostatku relevantních dat, která v dnešní době navíc pocházejí převážně z vyšších nadmořských výšek v mírném pásu, kde jsou ptačí druhy již v nižších polohách vystaveny sezonnímu prostředí a změna vlastností nebo strategií podél altitudinálního gradientu může být limitována určitými fyziologickými bariérami. Pro komplexnější pochopení tohoto fenoménu je potřeba shromáždit data z dalších geografických oblastí, zejména tropů. Dalším problémem je pak obecně u ptáků nedostatek dat týkajících se některých parametrů, například imunologie nebo endokrinologie, jimž bude potřeba věnovat pozornost k celkovému porozumění vlivu altitudiny na životní tempo u ptačích druhů.

6 Reference

- Addis, E.A., Davis, J.E., Miner, B.E. and Wingfield, J.C. 2011. Variation in circulating corticosterone levels is associated with altitudinal range expansion in a passerine bird. *Oecologia*, **167**: 369–378.
- Allen, R.G., Pereira, L.S., Raes, D. and Smith, M. 1998. Crop evapotranspiration - Guidelines for computing crop water requirements. *FAO Irrig. Drain. Pap.* 56, 1–15.
- Attenborough, R.D., Burkot, T.R. and Gardner, D.S. 1997. Altitude and the risk of bites from mosquitoes infected with malaria and filariasis among the Mianmin people of Papua New Guinea. *Trans. R. Soc. Trop. Med. Hyg.*, **91**: 8–10.
- Badyaev, A. V. 1997. Altitudinal variation in sexual dimorphism : a new pattern and alternative hypotheses. *Behav. Ecol.*, **8**: 675–690.
- Badyaev, A. V and Ghalambor, C.K. 2001. Evolution of Life Histories along Elevational Gradients : Trade-Off between Parental Care and Fecundity EVOLUTION OF LIFE HISTORIES ALONG ELEVATIONAL GRADIENTS : TRADE-OFF BETWEEN PARENTAL CARE AND FECUNDITY. *Ecology*, **82**: 2948–2960.
- Barry, R. 2008. Mountain Weather and Climate. –Cambridge University Press. *New York*.
- Barve, S., Dhondt, A.A., Mathur, V.B. and Cheviron, Z.A. 2016. Life-history characteristics influence physiological strategies to cope with hypoxia in Himalayan birds. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.*, **283**: 20162201.
- Basnyat, B., Cumbo, T. a and Edelman, R. 2001. Infections at high altitude. *Clin. Infect. Dis.*, **33**: 1887–1891.
- Bears, H., Martin, K. and White, G.C. 2009. Breeding in high-elevation habitat results in shift to slower life-history strategy within a single species. *J. Anim. Ecol.*, **78**: 365–375.
- Biancucci, L. and Martin, T.E. 2010. Can selection on nest size from nest predation explain the latitudinal gradient in clutch size? *J. Anim. Ecol.*, **79**: 1086–1092.
- Blackburn, T.M., Ruggiero, A., Ecology, G. and May, N. 2007. Latitude , Elevation and Body Mass Variation in Andean Passerine Birds Latitude , elevation and body mass variation in Andean passerine birds. **10**: 245–259.
- Bókony, V., Lendvai, A.Z., Liker, A., Angelier, F., Wingfield, J.C. and Chastel, O. 2009. Stress response and the value of reproduction: are birds prudent parents? *Am. Nat.*, **173**: 589–598.
- Bollmann, K. 2001. Reproductive success of Water Pipits in an Alpine environment. *Condor*, **103**:

599–605.

- Boyle, A.W., Sandercock, B.K. and Martin, K. 2016. Patterns and drivers of intraspecific variation in avian life history along elevational gradients: A meta-analysis. *Biol. Rev.*, **91**: 469–482.
- Boyle, W.A. 2008. Can variation in risk of nest predation explain altitudinal migration in tropical birds? *Oecologia*, **155**: 397–403.
- Boyle, W.A., Norris, D.R. and Guglielmo, C.G. 2010. Storms drive altitudinal migration in a tropical bird. *Proc. R. Soc. London. Ser. B Biol. Sci.*, **277**: 2511–2519.
- Breuner, C.W. and Hahn, T.P. 2003. Integrating stress physiology, environmental change, and behavior in free-living sparrows. *Horm. Behav.*, **43**: 115–123.
- Conway, C.J. and Martin, T.E. 2000. Evolution of passerine incubation behavior: influence of food, temperature, and nest predation. *Evolution (N. Y.)*, **54**: 670–685.
- Dhabhar, F.S. and McEwen, B.S. 1997. Acute stress enhances while chronic stress suppresses cell-mediated immunity in vivo: a potential role for leukocyte trafficking. *Brain. Behav. Immun.*, **11**: 286–306.
- Djomo Nana, E., Sedláček, O., Doležal, J., Dančák, M., Altman, J., Svoboda, M., *et al.* 2015. Relationship between Survival Rate of Avian Artificial Nests and Forest Vegetation Structure along a Tropical Altitudinal Gradient on Mount Cameroon. *Biotropica*, **47**: 758–764.
- Dufty, A.M. 1989. Testosterone and survival: A cost of aggressiveness? *Horm. Behav.*, **23**: 185–193.
- Evans, M.R., Goldsmith, A.R. and Norris, S.R. 2015. The effects of testosterone on antibody production and plumage coloration in male house sparrows (*Passer domesticus*). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **47**: 156–163.
- Ferenc, M., Fjeldså, J., Sedláček, O., Motombi, F.N., Djomo Nana, E., Mudrová, K., *et al.* 2016. Abundance-area relationships in bird assemblages along an Afrotropical elevational gradient: space limitation in montane forest selects for higher population densities. *Oecologia*, **181**: 225–233.
- Gou, X., Li, N., Lian, L., Yan, D., Zhang, H. and Wu, C. 2005. Hypoxia adaptation and hemoglobin mutation in Tibetan chick embryo. *Sci. China. Ser. C, Life Sci.*, **48**: 616–23.
- Goymann, W., Moore, I.T., Scheuerlein, A., Hirschenhauser, K., Grafen, A. and Wingfield, J.C. 2004. Testosterone in tropical birds: effects of environmental and social factors. *Am. Nat.*, **164**: 327–334.
- Grytnes, J. and McCain, C.M. 2013. Elevational Trends in Biodiversity. *Encycl. Biodivers.*, **2**: 1–8.

- Hau, M., Ricklefs, R.E., Wikelski, M., Lee, K. a and Brawn, J.D. 2010. Corticosterone, testosterone and life-history strategies of birds. *Proc. Biol. Sci.*, **277**: 3203–12.
- Hiebl, I., Braunitzer, G. and Schneeganssb, D. 1987. High-Altitude Respiration of Geese The Primary Structures of the Major and Minor Hemoglobin-Components of Adult Andean Goose (*Chloephaga melanoptera*, Anatidae): The Mutation Leu → Ser in Position 55 of the β -Chains. *Biol. Chem. Hoppe. Seyler.*, **368**: 1559–1570.
- Hiebl, I., Weber, R.E., Schneeganss, D. and Braunitzer, G. 1989. High-altitude respiration of falconiformes :The primary structures and functional properties of the major and minor hemoglobin components of the adult white-headed vulture (*trigonoceps occipitalis*, aegyptiinae). *Biol. Chem. Hoppe. Seyler.*, **370**: 699–706.
- Hiebl, I., Weber, R.E., Schneeganss, D., Kösters, J. and Braunitzer, G. 1988. High-Altitude Respiration of Birds: Structural Adaptations in the Major and Minor Hemoglobin Components of adult R??ppell’s Griffon (*Gyps rueppellii*, Aegyptiinae): A New Molecular Pattern for Hypoxic Tolerance. *Biol. Chem. Hoppe. Seyler.*, **369**: 217–232.
- Hille, S.M. and Cooper, C.B. 2015. Elevational trends in life histories: revising the pace-of-life framework. *Biol. Rev. Camb. Philos. Soc.*, **90**: 204–213.
- Christians, J.K. 2002. Avian egg size: variation within species and inflexibility within individuals. *Biol. Rev. Camb. Philos. Soc.*, **77**: 1–26.
- Jacobs, J.D. and Wingfield, J.C. 2000. Endocrine control of life-cycle stages: a constraint on response to the environment? *Condor*, **102**: 35–51.
- Jessen, T.H., Weber, R.E., Fermi, G., Tame, J. and Braunitzer, G. 1991. Adaptation of bird hemoglobins to high altitudes: demonstration of molecular mechanism by protein engineering. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.*, **88**: 6519–22.
- Körner, C. 2007. The use of “altitude” in ecological research. *Trends Ecol. Evol.*, **22**: 569–574.
- León-Velarde, F., Mejía, O., Palacios, J. -a. and Monge, C. 1997. Changes in whole blood oxygen affinity and eggshell permeability in high altitude chickens tranlocated to sea level. *Comp. Biochem. Physiol.*, **118B**: 53–57.
- Lindsay, C. V., Downs, C.T. and Brown, M. 2009. Physiological variation in amethyst sunbirds (*Chalcomitra amethystina*) over an altitudinal gradient in winter. *J. Exp. Biol.*, **212**: 483–93.
- Lloyd, P., Little, R.M., Crowe, T.M. and Simmons, R.E. 2001. Rainfall and food availability as factors influencing the migration and breeding activity of Namaqua Sandgrouse, *Pterocles namaqua*. *Ostrich*, **72**: 50–62.

- Lochmiller, R.L. and Deerenberg, C. 2000. Trade-Offs in Evolutionary Immunology: Just What Is the Cost of Immunity? *Oikos*, **88**: 87–98.
- Londoño, G.A., Chappell, M.A., Castañeda, M. del R., Jankowski, J.E. and Robinson, S.K. 2015. Basal metabolism in tropical birds: Latitude, altitude, and the “pace of life.” *Funct. Ecol.*, **29**: 338–346.
- Martin, L.B., Hasselquist, D. and Wikelski, M. 2006. Investment in immune defense is linked to pace of life in house sparrows. *Oecologia*, **147**: 565–575.
- Martin, L.B., Pless, M., Svoboda, J. and Wikelski, M. 2004. Immune activity in temperate and tropical House Sparrows: A common-garden experiment. *Ecology*, **85**: 2323–2331.
- Martin, M., Camfield, A.F. and Martin, K. 2009. Demography of an alpine population of Savannah Sparrows. *J. F. Ornithol.*, **80**: 253–264.
- Martin, T.E. 2002. A new view of avian life-history evolution tested on an incubation paradox. *Proc. Biol. Sci.*, **269**: 309–316.
- Martin, T.E. 2015. Age-related mortality explains life history strategies of tropical and temperate songbirds. *Science (80-.)*, **349**: 966–970.
- Martin, T.E. 1995. Avian Life History Evolution in Relation to Nest Sites, Nest Predation, and Food. *Source Ecol. Monogr. Ecol. Monogr.*, **65**: 101–127.
- Martin, T.E. 2008. Egg size variation among tropical and temperate songbirds: an embryonic temperature hypothesis. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.*, **105**: 9268–9271.
- Martin, T.E., Auer, S.K., Bassar, R.D., Niklison, A.M. and Lloyd, P. 2007. Geographic variation in avian incubation periods and parental influences on embryonic temperature. *Evolution (N. Y.)*, **61**: 2558–2569.
- Martin, T.E., Møller, A.P., Merino, S. and Clobert, J. 2001. Does clutch size evolve in response to parasites and immunocompetence? *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.*, **98**: 2071–2076.
- McCain, C. and Grytnes, J. 2010. Elevational gradients in species richness. *Encycl. life Sci.*, 1–10.
- McEwen, B.S. and Wingfield, J.C. 2003. The concept of allostasis in biology and biomedicine. *Horm. Behav.*, **43**: 2–15.
- McGraw, K.J. and Ardia, D.R. 2007. Do carotenoids buffer testosterone-induced immunosuppression? An experimental test in a colourful songbird. *Biol. Lett.*, **3**: 375–378.
- McNamara, J.M., Barta, Z., Wikelski, M. and Houston, A.I. 2008. A theoretical investigation of the effect of latitude on avian life histories. *Am. Nat.*, **172**: 331–345.

- Meiri, S. and Dayan, T. 2003. On the validity of Bergmann's rule. *J. Biogeogr.*, **30**: 331–351.
- Møller, A.P. 1998. Evidence of Larger Impact of Parasites on Hosts in the Tropics : Investment in Immune Function within and outside the Tropics. *Oikos*, **82**: 265–270.
- Moore, I.T., Perfito, N., Wada, H., Sperry, T.S. and Wingfield, J.C. 2002. Latitudinal variation in plasma testosterone levels in birds of the genus *Zonotrichia*. *Gen. Comp. Endocrinol.*, **129**: 13–19.
- Nagy, K.A., Monographs, E. and Jun, N. 1987. Field Metabolic Rate and Food Requirement Scaling in Mammals and Birds. *Ecol. Monogr.*, **57**: 111–128.
- Pereyra, M.E. and Wingfield, J.C. 2003. Changes in plasma corticosterone and adrenocortical response to stress during the breeding cycle in high altitude flycatchers. *Gen. Comp. Endocrinol.*, **130**: 222–231.
- Rahn, H., Carey, C., Balmas, K., Bhatia, B. and Paganelli, C. 1977. Reduction of pore area of the avian eggshell as an adaptation to altitude. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.*, **74**: 3095–3098.
- Réale, D., Garant, D., Humphries, M.M., Bergeron, P., Careau, V. and Montiglio, P.O. 2010. Personality and the emergence of the pace-of-life syndrome concept at the population level. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.*, **365**: 4051–4063.
- Reed, W.L., Clark, M.E., Parker, P.G., Raouf, S.A., Arguedas, N., Monk, D.S., *et al.* 2006. Physiological Effects on Demography: A Long-Term Experimental Study of Testosterone's Effects on Fitness. *Am. Nat.*, **167**: 667–683.
- Ricklefs, R.E. 2000. Lack, Skutch, and Moreau: the Early Development of Life-History Thinking. *Condor*, **102**: 3–8.
- Ricklefs, R.E. and Wikelski, M. 2002. The physiology/life-history nexus. *Trends Ecol. Evol.*, **17**: 462–468.
- Rollema, S.H. and Bauer, C. 1979. The Interaction of Inositol Pentaphosphate with the Hemoglobins of Highland and Lowland Geese. *J. Biol. Chem.*, **254**: 12038–12043.
- Rosenmann, M. and Morrison, P. 1974. Maximum facilitation oxygen in small consumption homeotherms and heat loss by He-O ,. *Am J Physiol.*, **226**: 490–5.
- Russell, E.M., Yom-Tov, Y. and Geffen, E. 2004. Extended parental care and delayed dispersal: Northern, tropical, and southern passerines compared. *Behav. Ecol.*, **15**: 831–838.
- Sandercock, B.K., Martin, K. and Hannon, S.J. 2005. Life history strategies in extreme environments: Comparative demography of arctic and alpine Ptarmigan. *Ecology*, **86**: 2176–2186.

- Sanna, M.T., Manconi, B., Podda, G., Olianas, A., Pellegrini, M., Castagnola, M., *et al.* 2007. Alkaline Bohr effect of bird hemoglobins: The case of the flamingo. *Biol. Chem.*, **388**: 787–795.
- Sapolsky, R.M., Romero, L.M. and Munck, A.U. 2000. How do glucocorticoids influence stress responses? Integrating permissive, suppressive, stimulatory, and preparative actions. *Endocr. Rev.*, **21**: 55–89.
- Schaefer, H.C., Eshiamwata, G.W., Munyekenye, F.B. and Böhning-Gaese, K. 2004. Life-history of two African *Sylvia* warblers: Low annual fecundity and long post-fledging care. *Ibis (Lond. 1859)*, **146**: 427–437.
- Schemske, D.W., Mittelbach, G.G., Cornell, H. V, Sobel, J.M. and Roy, K. 2009. Is There a Latitudinal Gradient in the Importance of Biotic Interactions? *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, **40**: 245–269.
- Sica, A., Melillo, G. and Varesio, L. 2011. Hypoxia: A double-edged sword of immunity. *J. Mol. Med.*, **89**: 657–665.
- Stearns, S.C. 1992. *The evolution of life histories*. Oxford University Press Oxford.
- Tieleman, I.B., Williams, J.B., Ricklefs, R.E. and Klasing, K.C. 2005. Constitutive innate immunity is a component of the pace-of-life syndrome in tropical birds. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.*, **272**: 1715–1720.
- Weathers, W.W., Davidson, C.L., Olson, C.R., Morton, M.L., Nur, N. and Famula, T.R. 2002. Altitudinal variation in parental energy expenditure by white-crowned sparrows. *J. Exp. Biol.*, **205**: 2915–2924.
- Weber, R.E. 2007. High-altitude adaptations in vertebrate hemoglobins. *Respir. Physiol. Neurobiol.*, **158**: 132–142.
- Weber, R.E. and Fago, A. 2004. Functional adaptation and its molecular basis in vertebrate hemoglobins, neuroglobins and cytoglobins. *Respir. Physiol. Neurobiol.*, **144**: 141–159.
- Weber, R.E., Hiebl, I. and Braunitzer, G. 1988. High Altitude and Hemoglobin Function in the Vultures *Gyps rueppellii* and *Aegypius monachus*. *Biol. Chem. Hoppe. Seyler.*, **369**: 233–240.
- Wiersma, P., Muñoz-Garcia, A., Walker, A. and Williams, J.B. 2007. Tropical birds have a slow pace of life. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.*, **104**: 9340–5.
- Wiersma, P., Nowak, B. and Williams, J.B. 2012. Small organ size contributes to the slow pace of life in tropical birds. *J. Exp. Biol.*, **215**: 1662–1669.
- Wikelski, M., Hau, M. and Wingfield, J.C. 1999. Social instability increases plasma testosterone in a

- year-round territorial neotropical bird. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.*, **266**: 551.
- Wikelski, M. and Ricklefs, R.E. 2001. The physiology of life histories. *Trends Ecol. Evol.*, **16**: 479–481.
- Wikelski, M., Spinney, L., Schelsky, W., Scheuerlein, A. and Gwinner, E. 2003. Slow pace of life in tropical sedentary birds: a common-garden experiment on four stonechat populations from different latitudes. *Proc. Biol. Sci.*, **270**: 2383–2388.
- Wilson, S. and Martin, K. 2011. Life-history and demographic variation in an alpine specialist at the latitudinal extremes of the range. *Popul. Ecol.*, **53**: 459–471.
- Wingfield, J.C., Maney, D.L., Breuner, C.W., Jacobs, J.D., Lynn, S., Ramenofsky, M., *et al.* 1998. Ecological bases of hormone—behavior interactions: The “emergency life history stage.” *Integr. Comp. Biol.*, **38**: 191–206.
- Zamora-Vilchis, I., Williams, S.E. and Johnson, C.N. 2012. Environmental temperature affects prevalence of blood parasites of birds on an elevation gradient: Implications for disease in a warming climate. *PLoS One*, **7**.