

Bakalářská práce

**Omezení a evoluce velikosti vajec a mlád'at u amniotických
obratlovců**

Constraints a the evolution of egg size a juvenile size in amniote vertebrates

Jan Kubát



Katedra ekologie
Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy v Praze

Školitel: doc. Mgr. Lukáš Kratochvíl, Ph.D.

Praha 2011

Prohlašuji, že jsem tuto práci vypracoval samostatně s použitím citovaných zdrojů.

V Praze dne 18.8.2011

Jan Kubát

Rád bych poděkoval svému školiteli doc. Mgr. Lukáši Kratochvílovi, Ph.D. za rady a pomoc při psaní mé bakalářské práce.

OBSAH

1. ABSTRAKT.....	4
2. ÚVOD	5
3. SYSTEMATICKÁ ČÁST	6
3.1 PLAŽI.....	6
3.1.1 ŽELVY	7
3.1.2 HATERIE.....	11
3.1.3 ŠUPINATÍ.....	12
3.1.4 KROKODÝLOVÉ	21
3.2 PTÁCI	24
3.3 SAVCI.....	30
4. ZÁVĚR.....	33
5. OBRAZOVÁ PŘÍLOHA (GRAFY)	35
6. LITERATURA.....	37

1. ABSTRAKT

Amniotičtí obratlovci (savci a plazi včetně ptáků) vykazují značnou rozmanitost v relativní velikosti vejce/mláděte vzhledem k velikosti matky. Tato práce shrnuje mechanismy určující velikost vajec a mlád'at (např. morfologická či fyziologická omezení, kompromis mezi počtem a velikostí). Zvláštní zřetel je věnován srovnání alometrických vztahů velikosti vejce/mláděte vůči velikosti matky mezi jednotlivými skupinami a jejich determinantám.

klíčová slova: evoluce, amniotičtí obratlovci, omezení, trade-off, velikost vejce, velikost mláděte

Abstract

Amniotes (mammals, reptiles including birds) exhibit wide diversity in egg/offspring size relatively to female body size. This study reviews mechanisms determining size of propagules (such as morphological or physiological constraints, trade-off between size versus number etc.). Particular attention is paid to comparison of allometric relationship in egg/offspring size among individual amniotic lineages.

key words: *evolution, amniotic vertebrates, constraints, trade-off, egg size, newborn size, female size*

2. ÚVOD

Rozmnožování živočichů bylo zajímavým tématem pro biology již v dávné historii. Již Aristoteles popsal, že někteří živočichové se rozmnožují pomocí vajec a jiní rodí živá mláďata. Velikost vajec nebo mláďat přímo závisí na matce, a mezi amniotickými obratlovci existuje celá řada různých omezení, která budou popsána v této práci.

Prvním mechanismem omezení velikosti vajec/mláďat je jedno ze základních trade-offs obsažených v teorii životních strategií „Life history theory“, tedy trade-off mezi počtem mláďat a jejich velikostí (Smith a Fretwell 1974). Tato teorie počítá zaprvé s tím, že čím větší je investice rodiče do mláďete, tím lépe bude mláďě přežívat dobu po narození (Madsen a Shine 1996), ale na druhou stranu, počet mláďat klesá, jak se zvyšuje rodičovská investice do jejich výchovy.

Velikost vejce či mláďete je u celé řady živočichů omezena morfologicky. Tímto omezením může být například velikost pánevního otvoru (Leutenegger 1979, Congdon a Gibbons 1987), struktura vaječné skořápky (Deeming a Birchard 2007), velikost a tvar břišní dutiny (Hedges 2008). Fyziologická omezení potom představují omezení velikosti vejce díky jeho inkubační době (Rahn a Ar 1974) či rychlost metabolismu rodiče (Sibly a Brown 2007). U některých druhů se vyvinula konstantní velikost snůšky (ICS), kdy je počet vajec ve snůšce fixován. Důvody vzniku konstantní velikosti snůšky nejsou plně teoreticky objasněny. V práci se pokusím ozřejmit nejpobulárnější hypotézy.

3. SYSTEMATICKÁ ČÁST

3.1 PLAZI

Plazi jsou mezi amniotickými obratlovci unikátní mimo jiné tím, že jsou poikilotermní. Existuje celá řada odlišných skupin plazů, lišících se jak svým evolučním původem, tak životními strategiemi. Pro jednoduchost jsou v této práci všechny parafyletické větve plazů při srovnání s ptáky a savci bráni jako jednotná skupina. Ve srovnání s teplokrevnými ptáky i savci, si mohou plazi dovolit mít poměrně velké snůšky o velkých počtech malých potomků, jelikož jejich mláďata až na výjimky nevyžadují rodičovskou péči (viz graf 1 a 2, Dořnik 2000). Mezi nejpokročilejší rodičovskou péčí u plazů patří hlídání snůšky a stavění hnízda u krokodýlů a některých hadů. Celková hmotnost plazí snůšky je potom přímo závislá na hmotnosti těla samice (graf 3, Dořnik 2000). Konkrétní popis těchto omezení je vyjmenován v následujících podkapitolách.

3.1.1 ŽELVY

Želvy jako jediné z amniotických obratlovců mají tělo kryté krunýřem, který je pevně ukotvený k páteři. Krunýř není jen výborným obranným mechanismem, chránící želvy před predátory, ale přináší želvám i některé nevýhody, jako například menší obratnost.

U všech druhů želv byla prokázána **pozitivní korelace rostoucí hmotnosti vejce a počtu vajec ve snůšce s rostoucí velikostí krunýře samice** (Elgar a Heaphy 1989). Dále je možné říci, že se zvětšující se velikostí samice, klesá v poměru k velikosti těla velikost jednotlivých vajec a roste jejich počet ve snůšce. Tudíž byla prokázána **negativní alometrie ve velikosti vejce a počtem vajec ve snůšce** u všech čeledí. Suchozemské želvy také kladou méně vajec než želvy vodní a mořské. Může to být ovlivněno hlavně způsobem života – vodní želvy si mohou dovolit být těžší, jelikož jsou ve vodě nadnášeny, kdežto suchozemské želvy tuto možnost nemají (Elgar a Heaphy 1989).

Prvním, a asi nejlogičtějším omezením velikosti vejce u želv jsou morfologická omezení související s velikostí krunýře. Congdon a Gibbons (1987) poprvé popsali, že u želv je limitním faktorem pro velikost vejce **velikost pánevního otvoru**. Aby samice mohla snést větší vejce, musí pak zvyšovat velikost celého těla. U samic semiakvatické želvy ozdobné (*Chrysemys picta*) a želvy síťované (*Deirochelys reticularia*) byla velikost vajec přímo úměrná velikosti pánevního otvoru. U želvy nádherné (*Trachemys scripta*) šířka vejce korelovala s celkovou velikostí samice (Congdon a Gibbons 1985). Long a Rose (1989) potom porovnávali samčí a samičí pánevní otvory u tří druhů želv: suchozemské želvy Berlandierovy (*Gopherus berlandieri*), a semiakvatických klapavek žlutavých (*Kinosternon flavescens*) a želv ozdobných (*Terrapene ornata*). U všech tří druhů byl po korekci na velikost těla pánevní otvor větší u samic než u samců. Tato rozdílnost mezi pohlavími je tedy pravděpodobně výsledkem selekčního tlaku na samice, aby kladly větší vejce (Long a Rose,

1989). Omezení velikosti vajec a hlavně celé snůšky velikostí krunýře může být také jedním z důvodů, proč jsou často samice želv větší než samci stejného druhu (Berry a Shine 1980).

Jiná studie sledovala velikosti vajec a snůšek u tří druhů evropských suchozemských želv (Hailey a Loumbourdis 1988): želvy zelenavé (*Testudo hermanni*), želvy žlutohnědé (*Testudo graeca*) a želvy vroubené (*Testudo marginata*). Bylo dokázáno, že **želvy dokážou obejít omezení velikosti pánevního otvoru tím, že samice, které mají menší SVL krunýře (a jsou tedy celkově menší) kladou méně podlouhlejších vajec**, která jsou podobně velká, tj. mají stejnou hmotnost či objem, jako vejce větších jedinců.

Dalším faktorem, který potenciálně ovlivňuje velikost vajec u želv, by mohla být **délka inkubace**. U želv z mírnějších oblastí - želvy diamantové (*Malaclemys terrapin*) (Burger 1977), kajmanky dravé (*Chelydra serpentina*) (Packard et al. 1987) a želvy nádherné (*Chrysemys picta*) (Packard et al. 1989) jsou samice nucené klást menší vejce díky tomu, že menší vejce má obecně kratší dobu inkubace než větší. Ve vyšších zeměpisných šířkách, kde panuje kratší léto než v šířkách nižších, by bylo pro samice nevýhodné klást větší vejce (Iverson et al. 1993). Počet vajec ve snůšce pak může být vnitrodruhově a meziročně velmi variabilní. Záleží na fyzické kondici samice, tedy hlavně na dostupných zdrojích potravy (Iverson et al. 1993).

Omezení velikosti vejce rozměrem pánevního otvoru však neplatí pro všechny druhy želv. Obecné pravidlo říká, že samice zvětšuje velikost vejce do té doby, než dosáhne takové velikosti, že klade vejce určité **optimální velikosti**. Od tohoto okamžiku již nezvětšuje velikost vajec, ale pouze počet vajec ve snůšce (Congdon a Gibbons 1987, Long a Rose 1989). Veliké želvy, jako například kareta obrovská (*Chelonia mydas*), mají poněkud odlišnou rozmnožovací strategii, než menší druhy želv. Vejce kladou na souši, v průměru jednou za 2-3 roky. Během rozmnožovací sezóny kladou i několik snůšek poměrně malých vajec (Simon et. al. 1975). U velkých druhů želv již velikost vajec není ovlivněná šířkou

pánevního otvoru, ale tyto druhy vsadily na vysoký počet malých mláďat, z nichž jen malé množství se dožije dospělosti (Hirth 1980). Vodní želva kajmanka dravá (*Chelydra serpentina*) patří mezi největší sladkovodní želvy. I přes svoji délku něco kolem jednoho metru samice také klade vejce, která jsou v poměru k tělu daleko menší než u menších druhů želv. Navíc vejce kajmanek jsou co do velikosti značně variabilní (Janzen, 1993a; Congdon et al., 1999; Kolbe a Janzen, 2001). Zdá se tedy, že u velkých želv je pro samici výhodnější klást velké množství malých vajec a maximalizovat tím svou zdatnost.

Struktura vaječné skořápky je dalším možným omezením velikosti vajec u želv, úzce totiž souvisí se vztahem mezi počáteční hmotností vejce (IEM) a hmotností vylíhlého mláděte (HM). Je obecně známé, že čím tvrdší skořápka, tím menší bývá HM v poměru k IEM (Deeming a Ferguson 1991). U tvrdších skořápek, které nemají mnoho pórů, totiž nedochází k efektivní výměně vzduchu a vody s okolním prostředím. Mláďata z tvrdších skořápek se tedy obecně líhnou menší než ta ze skořápek kožovitých. Želvy jsou mezi plazy výjimečné chemickým složením vaječné skořápky. Hlavním krystalickým komponentem není kalcit, ale aragonit (Young 1950, Baird a Solomon 1979). U želv rozlišujeme dva typy vaječné skořápky (Lamb a Congdon 1985). Prvním typem je takzvaná pružná skořápka – „pliable-eggshell“, která je více kalcifikovaná než skořápka kožovitá, ale stále si udržuje svoji pružnost. Z vajec s pružnou skořápkou se líhne mládě, které dosahuje přibližně 69 % hmotnosti nakladeného vejce (Deeming a Birchard 2007). Pružná skořápka se vyskytuje u želv karetovitých (Cheloniidae), kajmankovitých (Chelydridae), kožatkovitých (Dermochelyidae), některých terekovitých (Pelomedusidae) a velké většiny semiakvatických želv emydovitých (Emydidae) (Packard et al. 1982). Výhodou pružné skořápky je její odolnost vůči pádu z výšky, která je zvláště u některých mořských želv kladoucích vejce do jam v písku na plážích poměrně značná. Také umožňuje lepší výměnu vzduchu a omezeně nasávat vodu ze substrátu, ve kterém jsou vejce nakladena. Packard et. al. (1981) provedl pokus s inkubací želvích vajec

s propustnou skořápkou v různých vlhkostních podmínkách a zjistil, že největší mláďata se líhla v optimálních vlhkostních podmínkách (ani moc, ani málo vody). Druhým typem skořápky je u želv kalcifikovaná pevná skořápka „rigid eggshell“. Tato skořápka se vyskytuje u karetkovitých (Carettochelyidae), matamatovitých (Chelyidae), dlouhohlávkovitých (Dermatemydidae), klapavkovitých (Kinosternidae), testudovitých (Testudinidae), kožnatkovitých (Trionychidae), některých terekovitých (Pelomedusidae) a emydovitých želv (Emydidae) (Packard et al. 1982). Výhodou pevné skořápky je její větší odolnost vůči vyschnutí (Kratochvíl a Frynta 2006) a také proti vlivům predace ze strany např. bezobratlých živočichů (Gardner 1985). Nevýhodou mineralizovaných skořápek je pak jejich křehkost a náročnost na přísun vápníku, který bývá limitním prvkem pro většinu živočichů. Co se týče počáteční hmotnosti nakladeného vejce (IEM) u želv s pevnou skořápkou, dosahuje hmotnost mláděte (HM) přibližně 65 % počáteční hmotnosti nakladeného vejce (Deeming a Birchard 2007). Vztah mezi počáteční (IEM) a konečnou velikostí mláďat (HM) líhnoucích se z tvrdých skořápek je izomerický, tudíž z menšího vejce se líhne proporčně stejně velké mládě jako z vejce velkého. U měkkých skořápek naopak dochází k tomu, že proporčně větší mláďata se líhnou z vajec menších. Je tedy nevýhodné, klást velká vejce s měkkou skořápkou (Deeming a Birchard 2007).

3.1.2 HATERIE

Haterie jsou velmi starobyklou skupinou plazů, patřící do lepidosaurní linie plazů a systematika je zařazuje jako skupinu příbuznou šupinatým. Recentní druhy haterií máme pouze dva – haterii novozélandskou (*Sphenodon punctatus*) a haterii Guntherovu (*Sphenodon guntheri*). Oba druhy se vyskytují pouze na Novém Zélandu a okolních ostrůvcích. O hateriích je známá celá řada zvláštností, ať už se jedná o morfologii, či fyziologii. Haterie jsou dlouhověká, pomalá, kryofilní zvířata s pomalým metabolismem a velmi dlouhou dobou dospívání. Nejmenší pozorovaný interval pozorovaný mezi jednotlivými snůškami byl u haterie dva roky. Průměrně však samice klade vejce jednou za čtyři roky (Newman et al. 1994). Pokud je totiž pro samici příliš nákladné se rozmnožovat (cesta na hnízdiště, nedostatek potravy, aj.), vyčkává raději na příhodnější roky a v tomto roce se nerozmnoží (Bull a Shine 1979).

U haterií velikost snůšky koreluje s velikostí (SVL) samice. A to u obou druhů (Cree et al. 1991), přitom haterie Guntherova je celkově menší, tudíž klade i menší snůšky. Limitním faktorem tedy pravděpodobně bude, jako u velké většiny šupinatých, objem břišní dutiny samice a dostupnost potravy v jednotlivých letech (Nelson et al. 2004).

3.1.3 ŠUPINATÍ

Šupinatí plazi jsou skupinou recentních lepidosaurů, kteří jsou nejpočetnější a neúspěšnější skupinou recentních plazů. K velkému rozvoji většiny ještěřů došlo v druhohorách. U hadů probíhala radiace až ve třetihorách a souvisela s rozvojem savců, kteří bývají jejich nejčastější kořistí.

Vejde šupinatých plazů bývá nejčastěji podlouhlého tvaru a u většiny druhů je přítomna kožovitá skořápka „soft-eggshell“, umožňující snadnou výměnu dýchacích plynů i vody mezi embryem a okolním prostředím (Packard et al. 1982). Stupeň kalcifikace je u jednotlivých plazů velmi variabilní, v extrémních případech je přítomna pouze pružná vláknitá membránová vrstva, bez přítomnosti krystalů kalcitu. Tato vrstva je známa například u leguána pustinného (*Dipsosaurus dorsalis*) (Packard 1982). U anolise hnědé (*Anolis sagrei*) (Sexton et al., 1979), a užovky obojkové (*Natrix natrix*) (Krampitz et al., 1973) je membránová vrstva uspořádána do vláken, které zajišťují větší pevnost vajíčka. U leguána zeleného (*Iguana iguana*) jsou také přítomna zpevňující vlákna a navíc jsou kolem těchto vláken přítomny ojedinělé krystaly kalcitu. Vejce štíhlovky americké (*Coluber constrictor*) potom mají na povrchu tenkou jednolitou vápenatou vrstvu, ve které jsou přítomny drobné rozety tvořené kalcitem. Tyto rozety jsou poměrně velké a patrné pouhým okem jako hrbolky na povrchu vejce (Packard et al. 1982). U anolisů karolínských (*Anolis carolinensis*) a leguána pruhocasého (*Callisaurus draconoides*) je potom již přítomna jednolitá kalcifikovaná vrstva, ovšem s malou mocností. U šupinatých s kožovitou skořápkou vejce přijímá během inkubace různé množství vody, což záleží právě na výše popsané struktuře skořápky, a tedy může ve výsledku ovlivnit hmotnost potomka při líhnutí (Deeming a Birchard 2007). Kožovitá skořápka je u plazů evidentně ancestrálním znakem (Andrews 2004). Výjimku tvoří některé vývojové linie ještěřů. U nich nacházíme tvrdou, kalcifikovanou skořápkou „rigid-eggshell“, která je sice křehčí, ale zato chrání embryo před vyschnutím. Tvrdá

skořápka se vyskytuje u tří čeledí gekonů (Gekkonidae, Sphaerodactylidae, Phyllodactylidae) a dvounožek (Dibamidae) (Packard et al. 1982).

Se strukturou vaječné skořápky souvisí také celkový tvar, a jak si později ukážeme i velikost vejce (Kratochvíl a Frynta 2006). Autoři vycházeli z předpokladu, že co se týče šetření s vápníkem, bude pro samici nejvýhodnější, aby kladla vejce co možná nejvíce kulovitá, jelikož poměr povrchu a objemu je u kulovitého tvaru nejmenší. Srovnávali čeledi gekonů s tvrdými skořápkami (Gekkonidae, Sphaerodactylidae, Phyllodactylidae) s příbuznými čeleděmi – gekončíkovitými (Eublepharidae), pagekonovitými (Diplodactylidae) a dvounožkovitými (Pygopodidae). Z těchto čeledí měli gekoni s kalcifikovanými skořápkami nejvíce sférická vejce, naproti tomu dvounožky (Pygopodidae) měly vejce nejvíce protáhlá, pravděpodobně díky jejich hadovitému tvaru těla. Gekoni kladou snůšky s omezeným počtem vajec. Platí to jak pro malé, tak velké druhy. Co se týče velikosti vajec, malé druhy gekonů s kalcifikovanou skořápkou měly tendenci klást více kulovitá vejce než druhy větší, jelikož omezením šířky vejce bude pravděpodobně velikost pánevního otvoru, a omezením délky potom objem břišní dutiny vejce (Kratochvíl a Frynta 2006).

Základním stavem u všech šupinatých plazů je **variabilní velikost snůšky** a **negativní alometrie velikosti vajec**, to znamená, že menší samice klade v poměru k velikosti těla větší vejce, než samice, která dosahuje větších rozměrů, patřící ke stejnému druhu, či vývojové linii. Tento zajímavý trend byl pozorován u celé řady živočichů, například u pavouků (Marshall a Gittleman, 1994), hmyzu (Berrigan, 1991; García-Barros, 2000) a ryb (Blueweis et al., 1978) a želv (Elgar a Heaphy, 1989). U šupinatých plazů se s tímto jevem setkáváme u hadů (Shine et al., 1998) ještěrkovitých (Bauwens a Díaz-Uriarte, 1997; Molina-Borja a Rodríguez-Domínguez, 2004), varanů (Thompson et al. 2001) a chameleonů (Andrews a Karsten 2010). Připadají v úvahu tři hypotézy, proč k tomuto jevu dochází. První z nich je **vliv teploty na délku inkubace**, tedy pokud by větší samice kladla veliká vejce, mohlo by

dojít k pozdějšímu líhnutí mlád'at, které by mohlo být pro vylíhnuté potomky letální, jelikož zejména u temperátních druhů by včas nestihli dokončit vývin (Sinervo 1990, Birchard a Reiber 1995). Druhou hypotézou je, že **limitou pro velikost vejce je šířka pánevního otvoru**, který se nemůže zvětšovat do nekonečna, jelikož by pak došlo k omezení pohyblivosti samice (Congdon a Gibbons 1987). Třetí hypotézou je, že **mlád'ata malých druhů mohou dosáhnout minimální velikosti mláděte**, které je ještě schopno přežít, a proto mívají malé druhy relativně větší mlád'ata než jejich větší příbuzní (Bauwens a Diaz-Uriarte 1997).

Negativní alometrie velikosti vajec se nejlépe prokazuje na studiích jedné příbuzné skupiny, například čeledi. Samice varana obrovského (*Varanus giganteus*) kladou vejce, která váží až 87,7 g, a to je přibližně 28x více než hmotnost vejce malého druhu varana pruhoocasého (*Varanus caudolineatus*), který klade vejce pouze 3,1 g těžká. Při porovnání SVL dospělých samic je SVL varana obrovského (79,5 cm) jen šestkrát větší než varana pruhoocasého (13,2 cm) (Thompson et al. 2001). Počet vajec ve snůšce je u varanů také velmi různorodý. Malé druhy, jako varan krátkoocasý (*Varanus brevicauda*) a varan pruhoocasý (*Varanus caudolineatus*), kladou v průměru pouze dvě až tři, případně tři až šest vajec ve snůšce, kdežto veliké druhy varanů kladou velké množství vajec. Varan plodožravý (*Varanus olivaceus*) klade 5-50 a varan Spencerův (*Varanus spenceri*) 11-31 vajec. Rozdílná velikost mlád'at nejen varanů může být vysvětlena také tím, že **větší mlád'ata mají vyšší šanci na přežití**. Tudíž snižování počtu mlád'at ve snůšce ve prospěch jejich velikosti po vylíhnutí může být jedním z *trade-offs*, aby samice měla co nejvíce mlád'at, která se snáze dožijí dospělosti (Madsen a Shine, 1996). Pro velké druhy pak už počáteční velikost mláděte není od určité velikosti tak důležitá, jelikož mlád'ata si již snadno najdou a uloví potravu sama (Madsen a Shine 1996, Thompson et al. 2001).

Podobná studie byla aplikována také na čeled' ještěrkovitých. Ještěrky jsou co do různých životních strategií a velikosti podobně variabilní skupinou jako varani. Ještěrky také podobně jako varani patří k plazům s různým počtem vajec ve snůšce. Byla u nich také prokázána negativní alometrie ve velikosti vajec (Bauwens a Diaz-Uriarte 1997).

U ještěrů s variabilní velikostí snůšky, je pro velikost snůšky a vajec velmi důležitá **fyzická kondice samice a tedy dostupnost potravy**. Tento trend je dokázaný u celé řady plazů. Meziročně jsou tedy u těchto druhů patrné rozdíly ve velikosti snůšky. To platí jak pro temperátní druhy jako například ještěrku obecnou (*Lacerta agilis*), kde samice klade pouze jedinou snůšku ročně, která ovšem může být různě velká. Samice totiž klade od čtyř do patnácti vajec. Olsson a Shine (1997) se snažili zjistit, jak velké budou meziroční rozdíly ve velikosti snůšek u každé jednotlivé samice. Sledovali reprodukční aktivitu 98 samic pocházejících z jižního Švédska. Dobře živená samice klade poměrně časně zjara velkou snůšku, která ji ovšem vyčerpá natolik, že v příštím roce klade méně vajec, zvětšuje se však objem jednotlivého vejce, tudíž rozdíl mezi celkovým objemem velké a menší snůšky není tak markantní. Také hůře živené samice kladou méně větších vajec. K obdobnému jevu dochází i u asijské paještěrky (*Takydromus septentrionalis*) pocházející z tropických oblastí východní Asie. Paještěrka klade několik snůšek ročně - maximálně sedm. Stejně jako u ještěrky obecné autoři došli k závěru, že první snůška bývá největší co do počtu vajec, nikoliv co do jejich velikosti. V dalších snůškách samice kladly znatelně méně vajec, ovšem větších. Také byl prokázán vztah, že větší samice mívá více větších snůšek než samice menší. Celkový reprodukční výkon v průběhu roku potom koreloval s tělesnou velikostí samice (Du et al. 2005).

Velmi zajímavým fenoménem u šupinatých plazů je omezení velikosti snůšky a vytvoření snůšky, která sestává z omezeného počtu vajec. **Konstantní velikost snůšky** se vyvinula u všech ještěřů rodu anolis (*Anolis*), beznožkovitých (Dibamidae), všech ještěřů ze skupiny Gekkota a dále pak u některých druhů z čeledí agamovitých (Agamidae), scinkovitých (Scincidae) a tejoyčikovitých (Gymnophthalmidae). Některé teorie hovoří o tom, že konstantní velikost snůšky se vyvinula jako přizpůsobení stromovému způsobu života (Andrews a Rand 1974), což by sedělo na anolise a gekony, nebo naopak životu v podzemí, což můžeme pozorovat u dvounožek (Ashton 2005). Dalším omezením by mohlo být klima. V tropických oblastech mohou samice klást vejce celoročně, kdežto v méně příhodných oblastech dochází většinou pouze k jedné snůšce ročně (Andrews a Rand 1974). Roční chod klimatu ale nepotvrzuje tuto teorii zcela, jelikož i v tropických oblastech se vyskytují druhy, které mívají snůšky nárazově. Někdy je také teorie vzniku konstantní velikosti snůšky dávana do souvislosti s miniaturizací velikosti těla (Shine a Greer 1991), zvláště pak ve skupinách, kde je jinak běžná variabilní velikost snůšky. Malé druhy totiž velmi brzy dosahují dospělosti a po dosažení dospělosti již rostou velmi pomalu (Andrews 1982). Mají také v poměru k tělu velká vejce a omezený počet vajec ve snůšce, snad díky existenci minimální velikosti životaschopného vejce (Shine 1978, Hedges 2008).

Dalším důvodem vzniku **konstantní velikosti snůšky** by mohla být **pohyblivost a obranyschopnost samice během období gravidity** (Andrews a Rand 1974; Shine et al. 1998). Drobné, nápadně zbarvené a rychlé druhy (například tejoyčikovití) si nemohou dovolit zatěžovat své tělo těžkou snůškou, protože jinak by samice byla vystavena velkému predačnímu tlaku. Je obecně známé, že druhy, které jsou spíše málo pohyblivé, a mají větší objem těla, kladou i větší snůšky. Tento případ je známý u ropušníků (*Phrynosoma*) a chameleonů (Chameleonidae), kteří si díky své životní strategii – výtečnému maskování a

malé pohyblivosti - můžou dovolit klást velké snůšky, aniž by se museli obávat zvýšeného predančního tlaku (Vitt a Congdon 1978).

Vlastnost mít omezený počet vajec ve snůšce u gekonů a anolisů je velice pravděpodobně ancestrální znak, který se zafixoval v celé linii (Andrews a Rand 1974). U anolisů samice ovuluje střídavě vždy jedním vaječným, kde dozrává pouze jediné vejce, což je unikátním znakem celé skupiny (Smith et al. 1972). U anolisů je tedy přítomný selekční tlak na vytvoření co nejmenšího životaschopného vejce a také na velmi časté snášení – snůška je vlastně rozdělena do celoročního častého snášení pouze jediného vejce. Samice tedy využívá pouze malou část břišní dutiny (Smith et al. 1972). U gekončků naproti tomu dochází k tomu, že vejce vyplňují téměř celý prostor břišní dutiny samice (Kratochvíl a Kubička 2007) a samice tedy před snášením ani není schopná se pořádně nakrmit. Gekončkovití tedy maximalizovali velikost svých vajec, kde jak se zdá, opět jsou omezena velikostí břišní dutiny samice, a jejich šířku potom omezuje velikost pánevního otvoru samice. Proto jsou vejce gekončků protáhlá, a také enormně velká. Gekončci, podobně jako například ropušníci nebo chameleoni, také patří k málo pohyblivým, nočním živočichům, kteří nemusí řešit problém s pohyblivostí či maskováním, jako například barevní a velmi pohybliví anolisové, nebo gekoni (Vitt a Congdon 1978).

Hadi se pravděpodobně vyvinuli z podzemních plazů podobných dvouplazům (Amphisbaenida) či dvounožkám (Dibamidae) (Vidal a Hedges 2009). Jsou nejmladší a zároveň velmi úspěšnou skupinou plazů. Nejnápadnější je na hadech jejich protáhlé tělo, kterému je uzpůsobená veškerá morfologie hadího těla, včetně velikosti vajec a snůšky. Veškeré charakteristiky velikosti vajec a snůšek u hadů ukazují na negativní alometrii, podobně jako u příbuzných varanů. **Negativní alometrie mezi velikostí vejce a velikostí snůšky** byla prokázána v rámci celé skupiny. U užovky červené (*Pantherophis guttatus*), chřestýšovce žlutozeleného (*Protobothrops flavoviridis*) a chřestýšovce okinavského

(*Ovophis okinavensis*). U všech tří druhů bylo prokázáno, že hadi s větším SVL kladli snůšky s větším počtem vajec, která však byla relativně menší než u hadů kratších (Ford a Seigel 1989). Obdobná studie prokázala tento vztah i u kobry čínské (*Naja atra*) (Ji a Wang 2005). U severoamerické živorodé užovky (*Storeria dekayi*) dokonce mláďata větších samic dosahují nejen menších velikostí, ale hlavně horší kondice než mláďata samic menších. Nejpravděpodobnějším vysvětlením by mohlo být, že menší samici dozrává ve vaječnících méně vajec, a tudíž může mláďata lépe uživit než samice větší. Tato užovka je totiž relativně malým, hmyzožravým druhem, a rozdíly ve velikosti mezi mladými a starými samicemi nejsou tak velké (King 1993). Podobně dopadlo i srovnání s dalšími živorodými hady. Negativní alometrie mezi velikostí snůšky a mláděte byla prokázána také u ploskolebce amerického (*Agkistrodon contortrix*), užovky (*Regina septemvittata*) (King 1993) a australské vodní vejcorodé užovky (*Tropidonophis mairii*) (Brown a Shine 2007).

Hadi mají pouze jeden dlouhý, velmi pružný vejcovod a chybí jim pánev, tudíž prakticky **jediným omezením velikosti snůšky jako takové je velikost a tvar břišní dutiny samice**, která samozřejmě souvisí s celkovou délkou hada (Hedges 2008). Vejce jsou uložena za sebou a u gravidních samic vyplňují téměř celý prostor jejich břišní dutiny. Zvláště to je patrné u malých druhů hadů, kdy limitou šířky vajec je právě průsvit břišní dutiny samice. Toto omezení je asi nejvíce patrné u podzemních hadů z čeledi slepanovitých (Leptotyphlopidae) a slepákovitých (Typhlopidae), kde není možné, díky jejich hrabavému způsobu života, aby vejce rozšiřovala průměr samičího těla (Hedges 2008). Malí hadi tedy kladou více podlouhlá vejce, jelikož jsou jejich vejce omezena průsvitem břišní dutiny. Veliké druhy hadů kladoucí vyšší počty vajec mají naproti tomu více kulovitá vejce, jelikož jejich vejce jsou v poměru k tělu menší, a neomezuje je průsvit břišní dutiny samice. Studie dokazující tento vztah byla provedena na osmi druzích vejcorodých hadů: slepanovi (*Leptotyphlops carlae*), štíhlovce americké (*Coluber constrictor*), užovce černé (*Pantherophis*

obsoletus), užovce tečkované (*Diadophis punctatus*), korálovce sedlaté (*Lampropeltis triangulum*), korálovce mexické (*Lampropeltis mexicana*), kobře černé (*Naja melanoleuca*) a užovce japonské (*Elaphe climacophora*) (Hedges 2008).

Dobře patrný je také trend, kdy pomalé, dobře maskované druhy číhající na kořist, si mohou dovolit vytvářet větší vejce a větší objemy snůšek právě proto, že jejich tělo je více zavalité, než tělo rychlých, štíhlých druhů. K těmto případům patří hlavně zmijovití (Viperidae) a celá řada menších škrtičů, například krajta pestrá (*Python curtus*) (Hedges 2008).

Snůška zabírá u pozemních hadů asi 33 % celkové SVL samice, u mořských druhů je to pouze 24 %. To je pravděpodobně způsobeno tím, že velká většina mořských hadů je živorodých, a navíc plavání je náročnější na spotřebu energie než plazení po zemi a pro samici je nevýhodné se zatěžovat potomstvem jako její suchozemské příbuzné (Shine 1988). Tvar těla hadů (šířka/SVL) sám o sobě vykazuje negativní alometrii (Seigel et al. 1986, Seigel a Ford 1991). Delší druhy jsou více protáhlé než druhy menší, mohou tedy do svých břišních dutin ukládat relativně více vajec, než druhy menší právě díky tomu, že i velikosti orgánů u hadů prokazují negativní alometrii a tedy menší hadi mají v poměru k velikosti těla větší vnitřní orgány a nemohou tedy tvořit v poměru k velikosti těla stejně velké snůšky jako hadi větší (Hedges 2008).

Oproti ještěřům mají hadi znatelně větší relativní velikosti snůšek. Rozhodující bude určitě tvar těla a břišní dutiny, kdy u hadů je v břišní dutině více místa, a také to může souviset s vyššími energetickými nároky na pohyb ještěřů. Tuto teorii podporuje i fakt, že u vejcorodých beznohých ještěřů blavorů štíhlých (*Ophisaurus attenuatus*) dosahuje relativní velikost snůšky 124 % průměrné velikosti snůšky u ještěřů se stejnou hmotností (Seigel a Fitch 1984).

Mezi živorodými a vejcorodými druhy hadů je patrný rozdíl v celkové velikosti snůšky. Živorodí hadi mají menší velikost snůšky než hadi vejcorodí (Seigel a Fitch 1984).

Nejmenším hadem světa je slepan (*Leptotyphlops carlae*) z Malých Antil. Tento had dorůstá pouze 10,1 cm. I zde platí pravidlo, že čím menší živočich, tím menší počet vajec ve snůšce. Klade totiž pouze jediné vejce, které je však v poměru k jejich velikosti obrovské. Vylíhlé mládě slepana dosahuje až 4-5 cm, tedy 60 % SVL dospělého, a 50 % maximální velikosti pro daný druh, kdežto u hroznýšů a krajt dosahují novorozená mláďata přibližně 20 % SVL dospělého a 5-10 % maximální délky pro daný druh. Zdá se, že by slepaní vejce mohlo být limitním minimem pro velikost hadích vajec (Hedges 2008).

Nejdelší hadi světa, krajty mřížkované (*Python reticulatus*) jsou se svojí maximální doloženou délkou 9,76 m nejdelšími recentními hady. U krajt byla také potvrzena negativní alometrie mezi velikostí snůšky a vejce, a navíc bylo zjištěno, že nejvíce plodné jsou samice střední velikosti. Největší samice potom nekladou vejce pravidelně, ale pouze jednou za vícero sezón. Je to pravděpodobně dáno tím, že velké samice nestihnou za jeden rok doplnit zásoby tak, aby byly schopny vyprodukovat další velikou snůšku (Shine et al. 1998). Tento jev potvrdily i dřívější studie krajt hnědých (*Liasis fuscus*) (Madsen a Shine 1996).

3.1.4 KROKODÝLOVÉ

Krokodýlové reprezentují malou, poměrně homogenní skupinu plazů, kterou charakterizují větší rozměry těla, poměrně dlouhé dospívání a délka života. Všichni krokodýli kladou vejce je u nich vyvinutá rodičovská péče. Krokodýli staví hnízda, která hlídají. Většinou mívají jen jednu snůšku ročně (Ferguson 1985). Společně s ptáky patří do takzvané archosaurní linie plazů. Vyskytují se převážně v tropických oblastech, jen málo druhů zasahuje do subtropických oblastí. Krokodýlí vejce mají pevnou skořápku – „rigid eggshell“, tudíž jsou svými vlastnostmi podobná ptačím vejcím. Krystaly uhličitanu vápenatého mají podobu kalcitu. Ve skořápce mají krokodýlové ze všech plazů také nejmenší počet pórů (Erben, 1970; Erben a Newesely, 1972; Ferguson, 1982; Krampitz et al., 1972), tudíž jsou jejich vejce nejpevnější, nejkřehčí a zároveň špatně přijímají vodu ze substrátu. Vejce díky tomu nemění během vývoje svůj objem a mládě (HM) váží pouze 65% IEM (Deeming a Birchard 2007). Krokodýlové jsou dobrou modelovou skupinou, jelikož zde existují druhy, které jsou při dosažení dospělosti jak malé: kajmánek trpasličí (*Paleosuchus palebrosus*) 110 cm, tak druhy které při dosažení dospělosti měří více než tři metry, jako například některé druhy rodu *Crocodylus*, gaviál (*Gavialis gangeticus*) nebo tomistoma úzkohlavá (*Tomistoma schlegelli*).

Pravděpodobně největší srovnání velikostí snůšek, vajec a velikostí samic u krokodýlů provedl Thorbjarnarson (1996). Určil relativní průměrnou velikost vejce a snůšky pro celou skupinu krokodýlů a porovnal, které druhy či skupiny se budou od tohoto průměru odlišovat. Oba druhy aligátorů – aligátor americký (*A. mississippiensis*) a aligátor čínský (*A. chinensis*) kladou snůšky o nadprůměrném počtu podprůměrně velkých vajec. Další zástupci aligátorovitých, oba druhy kajmáneků (*Paleosuchus*) a kajman černý (*Melanosuchus niger*) kladou průměrný počet nadprůměrně velkých vajec a zbývající druhy kajmanů, kajman brýlový (*Caiman crocodylus*) a kajman šironosý (*Caiman latirostris*) potom kladou

nadprůměrný počet průměrně velikých vajec. Rod *Crocodylus* je také poměrně rozmanitý. Šest druhů tohoto rodu klade průměrný počet průměrně velikých vajec. Krokodýl bahenní (*Crocodylus palustris*) a krokodýl Johnsonův (*Crocodylus johnsoni*) kladou podprůměrné množství průměrně velkých vajec. Krokodýl orinocký (*Crocodylus intermedius*) klade nadprůměrné množství průměrně velkých vajec a naproti tomu krokodýl štítnatý (*Crocodylus cataphractus*) má extrémně podprůměrný počet nadprůměrně velikých vajec. Krokodýl nilský (*Crocodylus niloticus*) má obdobnou charakteristiku jako aligátoři – nadprůměrný počet podprůměrně velkých vajec, a krokodýl mořský (*Crocodylus porosus*) má obdobnou charakteristiku jako kajmani – nadprůměrný počet průměrně velkých vajec. Tomistoma úzkohlavá (*Tomistoma schlegelli*) a gaviál (*Gavialis gangeticus*) vykazovali podprůměrně velké snůšky, průměrně velikých vajec (Thorbjarnarson 1996).

Co se týče velikosti snůšek, bylo tedy popsáno, že aligátorovití kladou větší snůšky než krokodýlovití, ovšem krokodýlovití kladou vejce častěji (Thorbjarnarson 1996). Mezi krokodýly je také patrný trend, že tropické druhy kladou relativně menší snůšky menších vajec, ale častěji během roku, jako například krokodýl Johnsonův (*Crocodylus johnsoni*). Naproti tomu druhy z mírného nebo subtropického pásu kladou relativně větší snůšky menších vajec, ale pouze jedenkrát za sezónu, jako například aligátor americký (*Alligator mississippiensis*) (Thorbjarnarson 1996). Zajímavým postřehem je, že převážně rybožravé, tropické druhy s dlouhými úzkými čelistmi (*Gavialis*, *Tomistoma*, *Crocodylus cataphractus*) mají prokazatelně větší vejce než ostatní druhy. Pravděpodobně to bude souviset s jejich ekologií, například že větší mládě bude rychlejší a bude snadněji lovit ryby (Thorbjarnarson 1996). Způsob hnízdění by mohl být také jedním z faktorů, který nepřímo ovlivňuje velikosti vajec (Thorbjarnarson 1996). Co se týče typu hnízda, všichni zástupci aligátorovitých staví hnízda nad vodou, obvykle z naplavenin a rostlinných zbytků, gaviálovití vyhrabávají hnízda v zemi a krokodýlovití jsou, co se stavění hnízd týče, nejrozmanitější skupinou. Některé

druhy staví hnízda nad vodou, a jiné druhy zase vyhrabávají hnízda v zemi. Krokodýlové stavící hnízda nad vodou kladou větší počty menších vajec a také se rozmnožují méně často než druhy vyhrabávající hnízdo v zemi. Hnízdo je tedy náročnější na stavbu a následně i na hlídání rodiči, ale úspěšnost zahrábání je vyšší než u druhů zahrabávajících vejce do země (Thorbjarnarson 1996).

Obecný trend u celé skupiny krokodýlů směřuje k tomu, že čím větší samice, tím větší je celková velikost snůšky (Greer 1975), a také velikost vejce. Platí ale také opět **negativní alometrie velikosti vajec** po vztažení na velikosti snůšky, tedy že menší vejce kladou relativně větší vejce než samice větší (Thorbjarnarson 1996). Vejce kajmánka trpasličího váží 1,18 % váhy samice, kdežto vejce gaviála váží pouze 0,11 % váhy samice. To způsobuje, že velikost novorozených krokodýlů je ve výsledku téměř stejná (20 – 30 cm, 30-100 g) (Thorbjarnarson 1996). Tento trend platí při mezidruhovém srovnání. Většinou je tento trend patrný i při vnitrodruhovém srovnání. Jedinou doposud popsanou výjimkou je kajman šironosý (*Caiman latirostris*). U tohoto kajmana dochází k tomu, že velké samice nekladou menší vejce, jak by bylo možné předpokládat, ale naproti tomu i nadále zvětšují velikost vejce, která jsou širší a větší, ale ne delší (Larriera et al. 2004), mohlo by se tedy jednat o omezení díky velikosti pánevního otvoru (Congdon a Gibbons 1987). Kajman šironosý je nejjižněji se vyskytujícím druhem v Jižní Americe, tudíž jeho areál zasahuje i do subtropických oblastí (Piña et al., 1996). Samice zvětšují velikost vejce pravděpodobně díky tomu, že mláďata se líhnou v období podzimu a větší mládě bude mít lepší šance na přečkání nepříznivého zimního období (Verdade 2001). Velmi zajímavé je, že u kajmana šironosého byly prokázány dvě odlišné rozmnožovací strategie související se stářím samice podobné těm, které byly nalezeny u krajt mřížkovaných. Mladé samice mají tendenci klást nízký počet malých vajec, než samice ve střední délce života, které kladou největší snůšky. Staré samice potom kladou menší počet větších vajec (Larriera et al. 2004).

3.2 PTÁCI

Ptáci jsou druhou recentní skupinou archosaurů. Všichni ptáci mají tělo kryté peřím, které jim pomáhá v letu a při udržování stálé tělesné teploty. Mají poměrně rychlý metabolismus a u létavých druhů je celková morfologie těla přizpůsobena aktivnímu letu. U ptáků, na rozdíl od plazů, hraje velikou roli, jak velký podíl celkové energie vložené do rozmnožování padne na tvorbu vajec. Jelikož všichni ptáci sedí na vejcích a velká většina z nich se musí nadále o svá mláďata starat, na tvorbu snůšky padne pouze 10 % z celkové energie vložené do rozmnožování, zbytek je potřeba na stavbu a ochranu hnízda, sezení na vejcích a péči o mláďata (Ricklefs 1980). **U ptáků ovlivňuje alometrii velikosti jejich vajec rodičovská péče o mláďata.** Je zde také patrný znatelný trade-off, totiž čím menší vejce v poměru k velikosti těla samice a menší mládě, tím bude následná péče o mládě delší (Dol'nik 2000). Velká část rodičovské investice do mláďat tedy u ptáků padne na péči o mládě. Na rozdíl od plazů si ptáci mohou dovolit zmenšovat velikost potomka, jelikož se o něj budou stejně muset postarat (Dol'nik 2000).

Asi nejzásadnějším rozdílem při porovnávání plazích a ptačích vajec je fakt, že u **malých druhů je plazí vejce ve srovnání s ptačím větší, kdežto u největší druhy ptáků kladou nesrovnatelně větší vejce než plazi (viz. Graf 1)** (Blueweiss et al. 1978, Dol'nik 2000). To může být vysvětleno absencí rodičovské péče u plazů, jelikož vejce většiny plazů jsou po naklazení na svých rodičích naprosto nezávislá a nevyžadují další rodičovskou péči.

Dalším důležitým faktorem ovlivňující velikost vejce je **rychlost metabolismu** (Rahn et al. 1975). Ptačí i savčí metabolismus je až desetkrát rychlejší než plazí a jejich těla fungují pouze při stálých vysokých tělesných teplotách. Zvyšování teploty při inkubaci vajec staví mezi plazy a ptáky fyziologickou bariéru v metabolismu růstu jejich vajec (Deeming a Birchard 2007). Plazi většinou svá vejce nezahřívají. Existují však výjimky, jako například samice vejcorodé krajty tmavé (*Python molurus bivittatus*), které dokáží zvýšit teplotu snůšky

až o 5 °C oproti teplotě okolí (Mierop a Barnard 1976). Ptáci tedy zahřívají svá vejce na teplotu až 37,5 °C, kdežto většina plazích vajec se vyvíjí při teplotách nižších než 30 °C (Deeming 1991). Ptačí embryo se díky tomu vyvíjí téměř třikrát rychleji než embryo plazů (Deeming a Birchard 2007). Jelikož ptáci mají rychlejší metabolismus než plazi, mohou si dovolit tvořit vejce postupně. Typický interval tvorby jednotlivého vejce je jeden den (Dol'nik 2000). Ptáci si tedy mohou dovolit produkovat celkově větší objemy snůšek než plazi, kteří syntetizují celou snůšku najednou (Dol'nik 2000).

Délka inkubace je dalším omezením velikosti, se kterým se u ptáků setkáváme. **Čím větší hmotnost vejce, tím delší doba inkubace** (Rahn a Ar 1974). U nejmenších vajec kolibříků (Trochilidae) vážících 0,4 g je inkubační doba pouhých jedenáct dní, předpokládaná doba inkubace vyhynulých sloních ptáků rodu *Aepyornis* vážících až 12,6 kg je podle modelů 89 dní. Ačkoliv tedy hmotnost vejce aepyornisů je 45 000 krát větší než u kolibříků, odhadnutá doba inkubace je delší pouze osmkrát (Rahn a Ar 1974).

U ptáků nacházíme pevnou skořápku „rigid-eggshell“. Ptačí mlád'ata po vylíhnutí (HM) dosahují 70,1 % IEM - hmotnosti vejce nakladeného matkou (Deeming a Birchard 2007). To platí pro všechny druhy a čeledi, které byly ve studii zkoumány.

Co se týče rozmnožovacích strategií, můžeme ptáky rozdělit do dvou skupin. 1) ptáci prekociální (nekrmiví), kteří rodí již poměrně vyvinutá mlád'ata a rodiče již o mlád'ata nemusejí pečovat, a 2) ptáci altriciální, krmiví, kteří rodí málo vyvinutá mlád'ata, a rodiče se o mlád'ata musí starat, jelikož se rodí značně nedovyvinutá. Nabízí se tedy srovnání těchto dvou skupin, co se týče velikosti vajec a počtu vajec ve snůšce.

Prekociální ptáky zastupují všichni zástupci skupiny běžců (Paleognathae), tedy tinamy (Tinamiformes), kiviové (Apterygiformes), kasuáři (Casuariiformes), pštrosi (Struthioniformes), vyhynulí madagaskarští sloní ptáci (Aepyornithiformes) a ptáci moa (Dinornithiformes) a dále pak dva řády ze skupiny letců (Neognathae) – hrabaví (Galliformes)

a vrubozobí (Anseriformes) (Livezey a Zusi 2007). Tito ptáci tedy svá mláďata po vylíhnutí nekrmí a ta jsou již nadále se o sebe schopna starat sama (Lepage et al. 1998). Samice musí do svých vajec uložit více zdrojů, aby měla mláďata dostatek energie k tomu, aby zdárně dokončila vývin. Vejce prekociálních ptáků tedy obecně musí být větší, než vejce altriciálních ptáků, právě díky menší rodičovské investici do péče o mláďata. Vejce obsahují více výživného žloutku, než stejně velká vejce altriciálních ptáků (Blackburn 1991, Figuerola a Green 2006). Mezi prekociálními ptáky nalezneme celou řadu extrémů. Pštros dvouprstý (*Struthio camelus*) klade největší vejce ze všech recentních zvířat, které váží až 1500 g. Dospělá samice váží i přes 100 kg, tudíž jednotlivé vejce váží méně než 10 % váhy samice. Samice klade ve snůšce 7 – 12 vajec, dobře živěné samice chované v zajetí potom až 16 vajec (Jarvis et al. 1985). **Miniaturizace těla** u rodu kivi (*Apteryx*) ve srovnání s ostatními zástupci běžců potom dokazuje negativní alometrii, že menší samice kladou v poměru k tělu větší vejce než samice větší. Kivi klade největší vejce v poměru k velikosti těla samice (dosahuje až 22 % celkové tělesné hmotnosti samice), zároveň má nejdelší dobu inkubace a nejvyšší obsah žloutku: 66 % celkové hmotnosti vejce. Mláďata kiviho jsou extrémně prekociální. Po vylíhnutí ještě celé dva týdny tráví žloutek a jsou tedy naprosto nezávislá na rodičovském krmení (Calder 1979).

Naproti tomu altriciální ptáci (všechny ostatní skupiny recentních ptáků) investují do velikosti vajec méně zdrojů než prekociální ptáci, jelikož musí řešit problém s péčí o nedovyvinutá mláďata. Investují tedy daleko méně energie do velikosti snůšky, aby vůbec svá mláďata dokázali uživit, jelikož každé další mládě navíc znamená větší investici pro rodiče (Tinbergen a Both 1999). Pro optimální velikost snůšek altriciálních ptáků je tedy hlavním omezením **zdatnost rodičů a dostupnost potravy**. Tento vztah poprvé popsal David Lack a je již po dlouhá léta tradičním modelem životních strategií. Ideální velikost snůšky, kterou jsou schopni rodiče uživit, je proto často nazývána „Lackovou snůškou“ (Lack 1947). Tento

počet vajec je pak omezený prostředím, ve kterém rodiče svá mláďata vychovávají (Smith a Fretwell 1974). Tento vztah byl prokázán u nejrůznějších druhů altriciálních ptáků pomocí manipulace snůšek, kdy do hnízda byla buď přidána, nebo odebrána vejce. S uměle zvyšujícím se počtem vajec potom klesala zdatnost mláďat. Tyto pokusy byly provedeny například na strace obecné (*Pica pica*) (Högstedt 1980), lejskovi bělokrkém (*Ficedula albicollis*) (Gustafsson a Sutherland 1988), sýkoře modřince (*Parus careulescens*) (Pettifor 1993) a sýkoře koňadře (*Parus major*) (Perrins a Moss 1975).

U prekociálních ptáků pokusy s manipulací počtu vajec ve snůšce vykazovaly opačný trend. Větší počet mláďat ve snůšce zvyšuje šance na přežití u husy sněžné (*Anser caerulescens atlanticus*). Je to poměrně logické, protože mláďata vyrůstají společně ve skupinách, kde jsou více v bezpečí (snížení predančního tlaku) a není zde konkurenční boj mezi mláďaty o zdroje, které investují rodiče (Lepage et al. 1998).

Velikost snůšky u ptáků také může souviset s **pravděpodobností přežití a celkovou délkou života** (Ricklefs 1977). Například albatros stěhovavý, je typický K-stratég, u něhož je pravděpodobnost přežití roku až 95 %. Samice dosahuje dospělosti v deseti letech, a klade každý rok pouze jedno velké vejce, ze kterého se líhne poměrně velké a vyvinuté mládě (Tickell 1968). Pěvci z temperátních oblastí, mají pravděpodobnost přežití jednoho roku pouze 50 % a někdy i méně. Samice se však může rozmnožovat už v jednom roce, a klade čtyři až šest vajec ve snůšce a často hnízdí i několikrát za sezónu (Nice 1937).

Nejmenší ptačí vejce vůbec klade potom kolibřík kalypta nejmenší (*Mellisuga hellenae*), jehož vejce váží v průměru pouze 0,4 g. Dospělá samice potom váží 2 g. V porovnání s velikostí těla je však jejich vejce obrovské, váží celých 20 % váhy těla samice. Zde opět narážíme na fenomén **minimální velikosti mláděte** (Hedges 2008).

Velikost snůšky u ptáků také často souvisí se **zeměpisnou šířkou**. Ptáci z temperátních oblastí často kladou větší snůšky než druhy z tropických oblastí. Tento jev

může být vysvětlen prodlužující se délkou dne, potažmo zvyšujícím se časem na shánění potravy pro mláďata (Lack 1947, Ricklefs 1980, Hussell 1985). Zvýšená dostupnost potravy potom může těmto ptákům umožnit klást větší snůšky (Hendricks 1997). Severoamerická linduška proměnlivá (*Anthus rubescens*) má poměrně velký areál rozšíření zasahující od Kalifornie až po Aljašku. Průměrný počet vajec ve snůšce v Kalifornii byl 4,8, na Aljašce potom kladly lindušky snůšky v průměru s 5,8 vejci (Hendricks 1997). Druhou možností, proč k tomuto jevu dochází, může být fakt, že v tropických oblastech je obecně vyšší míra predace, a tudíž pro samici není vhodné tolik investovat do tvorby velkých snůšek (Martin et al. 2000). Se zeměpisnou šířkou dokonce souvisí i velikost jednotlivých vajec ve snůšce. Tropické druhy a druhy z jižní polokoule kladou menší vejce než jejich příbuzní z polokoule severní. Studie, která byla provedena na pěvcích (Passeriformes), jednoznačně prokázala negativní alometrii ve velikosti vajec a snůšek. Velikost vajec a snůšek se zvětšovala s velikostí těla samice a zároveň větší vejce měly ty druhy, u kterých se na péči o mláďata podílejí oba rodiče (Martin et al. 2006).

Jedny z nejmenších vajec v poměru k tělu samice potom kladou parazitické kukačky. Hmotnost jednotlivého vejce dosahuje pouze 4 % váhy samice (Rahn et al. 1975). Omezení velikosti vajec kukaček je dáno jejich **parazitickým způsobem života**, jelikož celá řada z nich parazituje u pěvců, kteří mají daleko menší velikost těla, a hlavně vajec. Proto, aby kukaččí vejce nebyla tak snadno objevena, a náhradní rodiče se o ně postarali, musely parazitické kukačky drasticky omezit velikost svých vajec. Do řádu kukaček (Cuculiformes), patří i druhy, které se o svá mláďata starají. Při porovnání těchto dvou skupin vyšlo jasně najevo, že parazitické druhy mají v porovnání s neparazitickými daleko menší vejce (Krüger a Davies 2004). Záleží také na tom, jakou parazitickou strategii kukaččí mládě využívá. Nejmenší vejce měly kukačky, které po vylíhnutí ostatní mláďata vyhodí z hnízda – tzv. „ejectors“, druhy které kladou vejce do cizích hnízd, ale mláďata vyrůstají společně se svými nevlastními sourozenci – tzv. „nonejectors“ měli vejce o poznání větší. Kladou totiž svá vejce do hnízd srovnatelně velkých ptáků, aby mělo mládě vyšší šance na přežití mezi nevlastními sourozenci (Krüger a Davies 2004).

3.3 SAVCI

Savce rozlišujeme na tři skupiny, které jsou jasně determinovány (kromě jiného) způsobem rozmnožování. Vejcorodí (Prototheria, Monotremata), kteří kladou drobná vejce, ze kterých se líhnou drobná, nevyvinutá mláďata, živorodí (Theria) se potom dělí na vačnatce (Marsupialia), kteří rodí malá, nevyvinutá mláďata v raném stádiu vývoje a placentální savce (Placentalia), u kterých se vyvinula placenta, která vyživuje zárodek. U všech skupin matka krmí mládě mateřským mlékem.

U savců byl prokázán trade-off mezi počtem mláďat ve vrhu a jejich velikostí (Charnov 2006) a také mezi velikostí těla samice a počtem mláďat ve vrhu. Menší samice tedy mívají relativně větší vrhy než samice větší (Millar 1977).

Placentální savci potom **vykazují ve srovnání s ptáky ještě extrémnější odchýlení od vztahu mezi hmotností vejce a matky, který platí u plazů** (graf 1) (Dol'nik 2000). Je to způsobeno hlavně tím, že veškerý vývoj mláděte probíhá uvnitř těla samice a savci se tedy mohou odpoutat od vlivu okolí a investice do inkubace vajec (Blueweiss et al. 1978) a daleko více u nich záleží na hmotnosti a tedy i fyzické kondici samice (Blueweiss et al. 1978). Nitroděložní vývoj a následné kojení potom dovoluje savcům vytvořit téměř vyrovnaný vztah mezi hmotností mláděte a samice (Millar 1977). Péče o mláďata je tedy u savců nejefektivnější, zároveň však pro rodiče nejnáročnější ze všech tří srovnávaných skupin (Dol'nik 2000).

U primátů včetně člověka je limitním faktorem velikosti mláděte **velikost pánevního otvoru**, jelikož hlava novorozence nemůže být větší než pánevní otvor samice (Luetenegger 1979). Primáti, včetně člověka také omezují počet svých potomků velmi výrazně oproti jiným savcům. Tento trend není tak patrný u primitivnějších primátů, ale u lidoopů je velmi silný. Pravděpodobně je na vině dlouhá postnatální péče, a tedy investice rodičů a také poměrně vysoké náklady na vývin složitého mozku (Walker et al. 2008). Menší druhy úzkonosých a

ploskonosých opic mají větší počty mlád'at v jednom vrhu, může to souviset s vyšší mírou predace těchto malých druhů, a tedy i větším tendencím k r-strategii (Leutenegger 1979).

U netopýřů zase dochází k redukci počtu mlád'at ve vrhu a jejich velikosti pravděpodobně ve **spojitosti s létavým způsobem života** – nenarozené mládě nesmí příliš zatěžovat samici, stejně tak může být omezením poměrně náročná péče o mlád'ata (například na dostatek vápníku, kterého je v potravě netopýřů minimum), díky čemuž se redukuje jejich počet v jednom vrhu (Barclay 1994).

Počet mlád'at ve vrhu u savců je limitovaný investicí rodiče do postnatálního vývoje mláděte (Dol'nik 2000). Kojení zvyšuje náročnost výchovy mlád'at, a proto se celá řada savců snaží co nejdříve mlád'ata odstavit a buď jim rodiče obstarávají potravu (šelmy), nebo se mlád'ata začnou co nejdříve krmit sama (kopytníci) (Millar 1977). Počet mlád'at v jednom vrhu je u savců také podstatně ovlivněn schopností samice tvořit mléko, což tolik nezáleží na její celkové hmotnosti (Millar 1977). Schopnost tvořit mléko, a tedy odchovat více mlád'at je podmíněna **dostupností potravy pro samici**. V nepříznivých podmínkách má vliv na rozmnožovací cyklus a na kojení (Bronson 1989). Pravidelnost přísunu potravy je pro rozmnožování velmi důležitá. U lišky polární (*Alopex lagopus*) existuje celá řada populací s rozdílnou potravní strategií. Bylo prokázáno, že lišky, které žijí v prostředí, kde se vyskytují hlodavci, mají více mlád'at (12-18), než lišky, vyskytující se na mořských pobřežích (9-12). Polární liška je mezi psovíty šelmami extrémní r-stratég. Samice dospívá už v jednom roce života a mívá na šelmy největší počet mlád'at ve vrhu. Může to být způsobeno vysokou meziroční úmrtností dospělých 40 % a také nízkou stabilitou prostředí, ve kterém se liška vyskytuje (Tannerfeldt a Angerbjörn 1998).

Investice, které může samice vložit do produkce potomstva, se u savců velmi liší v závislosti na jejich způsobu života. Obecně platí, že nejvyšší produkci biomasy, tedy rychlost metabolismu, mají živočichové živící se velmi dostupnou potravou, jako například

herbivoři: sudokopytníci (Artiodactyla), zajíci (Lagomorpha), lichokopytníci (Perissodactyla) a býložraví hlodavci (Rodentia). Dále masožraví mořští savci: ploutvonožci (Pinnipedia) a kytovci (Cetacea). Pomalejší produkci mají naproti tomu savci, kteří nemají vysokou míru predace, jelikož žijí skrytým způsobem života, nebo jsou tak velcí, že dokážou odstranit vliv predace: letouni (Chiroptera), primáti (Primates), stromoví, podzemní či pouštní hlodavci (Rodentia), velké šelmy (Carnivora), chobotnatci (Proboscidea) a lichokopytníci z čeledi nosorožcovitých (Rhinocerotidae). Hmyzožravci, jakožto bazální skupina savců, vykazovala střední rychlost produkce (Sibly a Brown 2007). Rychlost metabolismu, a tedy zvýšená produkce biomasy by mohla mít vliv na počet mláďat ve vrhu, případně jejich velikost (Sibly a Brown 2007).

U savců, stejně jako u plazů a ptáků, **hmotnost samice ovlivňuje celkovou hmotnost snůšky**. Vztah je díky savčí živorodosti blízký plazímu, přímka má však o něco nižší sklon díky rodičovské investici do živorodosti a péče o mláďata, která je u všech savců přímo úměrná velikosti samice (viz graf 3) (Deeming a Birchard 2007).

4. ZÁVĚR

Závislost mezi velikostí a počtem vajec ve snůšce je prokazatelná u vyšších taxonomických jednotek. Jsou patrné charakteristické různé vztahy, typické pro plazy, ptáky i savce. Tato závislost se většinou prokazuje jako negativní alometrie velikostí vajec. Tento jev může mít řadu příčin, jako například vliv velikosti vejce na délku inkubace, velikost pánevního otvoru, nebo že mláďata malých druhů musí dosáhnout minimální velikosti mláděte, které je ještě schopno přežít.

Při srovnání velikosti vajec jsou plazi vejce malých druhů ve srovnání s ptačími větší, kdežto u největších druhů ptáci kladou nesrovnatelně větší vejce než plazi (Blueweiss et al. 1978). Plazí přímka je proto nejméně strmá (graf 1) (Dol'nik 2000). To může být vysvětleno absencí rodičovské péče u plazů, jelikož vylíhlá mláďata plazů jsou již dále na svých rodičích naprosto nezávislá. Dalším důležitým faktorem ovlivňující velikost je rychlost metabolismu (Rahn et al. 1975). Ptačí i savčí metabolismus je až desetkrát rychlejší než plazi a jejich těla fungují pouze při stálých vysokých tělesných teplotách. Plazi zpravidla tvoří celou snůšku najednou, kdežto samice ptáků může vejce klást a tvořit po jednom, většinou v intervalu jednoho dne a může si tedy dovolit zvětšovat i jejich velikost (Dol'nik 2000). Mláďata všech teplokrevných obratlovců jsou závislá na svých rodičích, a proto velká část rodičovské investice do mláďat padne na rodičovskou péči (Ricklefs 1980). Na rozdíl od plazů si tedy ptáci a savci mohou dovolit zmenšovat velikost potomka, jelikož se o něj budou stejně muset postarat (Dol'nik 2000). U ptáků jde do tvorby snůšky pouze 10 % z celkové energie vložené do rozmnožování, zbytek je investován do složitějšího reprodukčního chování (Ricklefs 1980). Dalším faktorem ovlivňující velikost ptačích vajec je délka inkubace, která narůstá s hmotností vejce (Rahn a Ar 1974). Placentální savci potom vykazují ve srovnání s ptáky ještě extrémnější odchýlení od minimální velikosti plaziho vejce díky tomu, že nemusí díky své živородosti žádná vejce inkubovat a veškerý vývoj potomka probíhá uvnitř těla samice

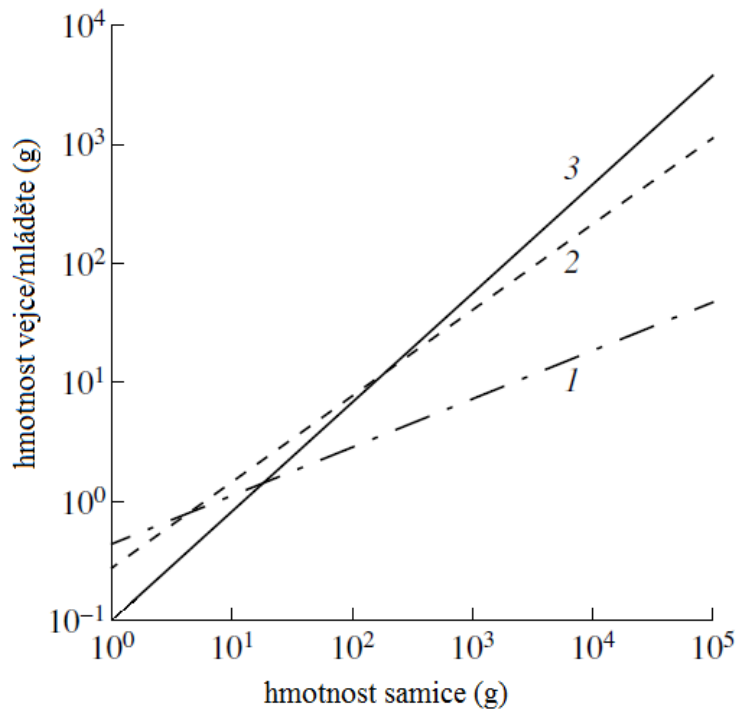
(Blueweiss et al. 1978). Přímka vykazující vztah mezi hmotností mláděte a hmotností samice je proto ze všech tří skupin nejvíce strmá (Blueweiss et al. 1978). Nitroděložní vývoj a následné kojení potom dovoluje savcům vytvořit téměř vyrovnaný proporční vztah mezi hmotností mláděte a samice (Millar 1977). Přenos energetických zdrojů z rodiče na mládě je tedy u savců nejefektivnější.

Co se týče počtu vajec ve snůšce, plazi mají největší snůšky ze všech tří popisovaných skupin (viz graf 2) (Dol'nik 2000). Zároveň platí, že větší samice plazů kladou větší počet relativně menších mlád'at. Výjimkou jsou některé skupiny ještěřů, kladoucí konstantní velikost snůšky, ale i u nich je patrný vztah, že se zvětšující se hmotností samice roste (když už ne počet), tak alespoň hmotnost celkové snůšky. Počet mlád'at u ptáků i savců je potom limitovaný investicí rodiče do postnatálního vývoje mláděte (Dol'nik 2000). U ptáků dochází ke shánění potravy, u savců potom ke kojení, které ještě více zvyšuje náročnost výchovy mlád'at. Proto se celá řada savců snaží co nejdříve mlád'ata odstavit a buď jim obstarávají potravu (šelmy), nebo se mlád'ata začnou co nejdříve krmit sama (kopytníci) (Millar 1977).

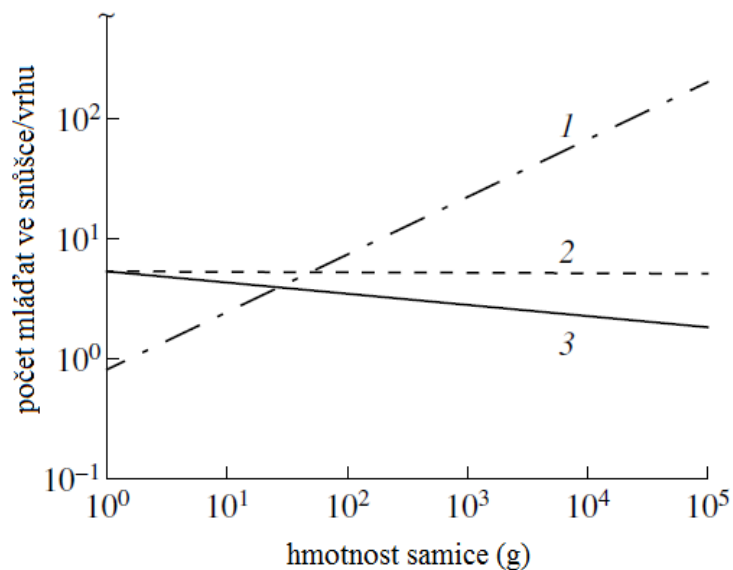
U plazů je celková hmotnost snůšky téměř přímo úměrná hmotnosti samice, proto je přímka v grafu nejvíce strmá. U savců je potom vztah mezi hmotností samice a celkovou hmotností vrhu blízký plazímu, přímka má však o něco nižší sklon díky rodičovské investici do živorodosti a péče o mlád'ata, která je u všech savců přímo úměrná velikosti samice (Deeming a Birchard 2007). Nejméně strmou přímku potom vykazují ptáci, právě díky tomu, že se na rozdíl od savců nedokázali vykompenzovat méně úzký vztah mezi hmotností vejce a matky zvyšováním počtu vajec ve snůšce, jelikož by se o ně, na rozdíl od plazů, museli starat (viz graf 3) (Dol'nik 2000).

V diplomové práci budu testovat potenciál maternálních vlivů na evoluci velikosti těla u dvou modelových skupin gekonů s velkou mezidruhovou variabilitou ve velikosti za použití různých experimentálních přístupů.

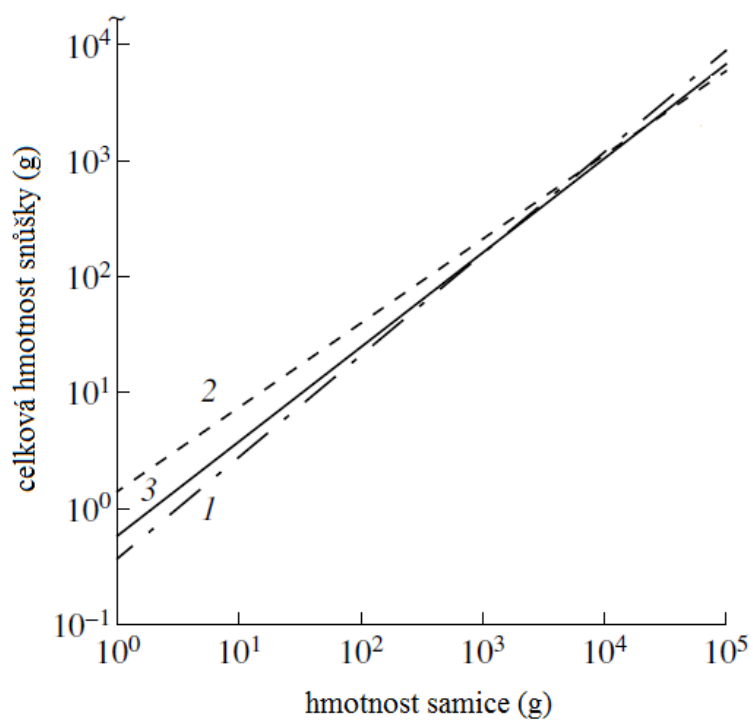
5. OBRAZOVÁ PŘÍLOHA (GRAFY)



Graf 1: regresní přímky znázorňující vztah mezi hmotnostmi samice a hmotností jednotlivého vejce nebo mláděte. 1) plazi, 2) ptáci, 3) savci (podle Dol'nika 2000)



Graf 2: regresní přímky znázorňující vztah mezi hmotnostmi samice a počtem mlád'at ve snůšce/vrhu. 1) plazi, 2) ptáci, 3) savci (podle Dol'nika 2000)



Graf 3: regresní přímky znázorňující vztah mezi hmotností samice a celkovou hmotností snůšky/vrhu. 1) plazi, 2) ptáci, 3) savci (podle Dol'nika 2000)

6. LITERATURA

- Andrews, R. a A. S. Rand. 1974. Reproductive effort in anoline lizards. *Ecology* **55**:1317-1327.
- Andrews, R. M. a K. B. Karsten. 2010. Evolutionary innovations of squamate reproductive a developmental biology in the family Chamaeleonidae. *Biological Journal of the Linnean Society* **100**:656-668.
- Ashton, K. G. 2005. Life history of a fossorial Lizard, *Neoseps reynoldsi*. *Journal of Herpetology* **39**:389-395.
- Baird, T. a S. E. Solomon. 1979. Calcite a aragonite in the egg shell of *Chelonia mydas* L. *Journal of Experimental Marine Biology a Ecology* **36**:295-303.
- Barclay, R. M. R. 1994. Constraints on reproduction by flying vertebrates: energy a calcium. *The American Naturalist* **144**:1021-1031.
- Bauwens, D. a R. Diaz-Uriarte. 1997. Covariation of life-history traits in Lacertid lizards: a comparative study. *The American Naturalist* **149**:91-111.
- Berry, J. F. a R. Shine. 1980. Sexual size dimorphism a sexual selection in turtles (order Testudines). *Oecologia* **44**:185-191.
- Birchard, G. F. a C. L. Reiber. 1995. Growth, metabolism, a chorioallantoic vascular density of developing snapping turtles (*Chelydra serpentina*): influence of temperature. *Physiological Zoology* **68**:799-811.
- Blackburn, T. M. 1991. An interspecific relationship between egg size a clutch size in birds. *The Auk* **108**:973-977.
- Blueweiss, L., H. Fox, V. Kudzma, D. Nakashima, R. Peters, a S. Sams. 1978. Relationships between body size a some life history parameters. *Oecologia* **37**:257-272.
- Bronson, F. H. 1989. *Mammalian reproductive biology*. Chicago Univ. Press.
- Brown, G. P. a R. Shine. 2007. Repeatability a heritability of reproductive traits in free-ranging snakes. *Journal of Evolutionary Biology* **20**:588-596.
- Bull, J. J. a R. Shine. 1979. Iteroparous animals that skip opportunities for reproduction. *The American Naturalist* **114**:296-303.
- Calder, W. A. 1979. The kiwi a egg design: evolution as a package deal. *BioScience* **29**:461-467.
- Congdon, J. D. a J. W. Gibbons. 1985. Egg components a reproductive characteristics of turtles: relationships to body size. *Herpetologica* **41**:194-205.
- Congdon, J. D. a J. W. Gibbons. 1987. Morphological constraint on egg size: a challenge to optimal egg size theory? *Proceedings of the National Academy of Sciences* **84**:4145-4147.
- Deeming, D. C. a G. F. Birchard. 2007. Allometry of egg a hatchling mass in birds a reptiles: roles of developmental maturity, eggshell structure a phylogeny. *Journal of Zoology* **271**:78-87.
- Deeming, D. C. a F., M.W.J. 1991. Incubation a embryonic development in reptiles a birds. In *Avian incubation*:3-37.
- Dol'nik, V. R. 2000. Allometry of reproduction in poikilotherm a homoiotherm vertebrates. *Biology Bulletin* **27**:591-600.
- Du, W.-G., X. Ji, Y.-P. Zhang, X.-F. Xu, a R. Shine. 2005. Identifying sources of variation in reproductive a life-history traits among five populations of a Chinese lizard (*Takydromus septentrionalis*, Lacertidae). *Biological Journal of the Linnean Society* **85**:443-453.
- Elgar, M. A. a L. J. Heaphy. 1989. Covariation between clutch size, egg weight a egg shape: comparative evidence for chelonians. *Journal of Zoology* **219**:137-152.

- Figuerola, J. a A. Green. 2006. A comparative study of egg mass a clutch size in the Anseriformes. *Journal of Ornithology* **147**:57-68.
- Ford, N. B. a R. A. Seigel. 1989. Relationships among body size, clutch size, a egg size in three species of oviparous snakes. *Herpetologica* **45**:75-83.
- Greer, A. E. 1975. Clutch size in crocodylians. *Journal of Herpetology* **9**:319-322.
- Gustafsson, L. a W. J. Sutherland. 1988. The costs of reproduction in the collared flycatcher *Ficedula albicollis*. *Nature* **335**:813-815.
- Hailey, A. a N. S. Loumbourdis. 1988. Egg size a shape, clutch dynamics, a reproductive effort in European tortoises. *Canadian Journal of Zoology* **66**:1527-1536.
- Hedges, S. B. 2008. At the lower limit of size in snakes: two new species of threadsnakes (Squamata: Leptotyphlopidae: Leptotyphlops) from the Lesser Antilles. *Zootaxa* **1841**:1-30.
- Hendricks, P. 1997. Geographical trends in clutch size: a range-wide relationship with laying date in american pipits. *The Auk* **114**:773-778.
- Hirth, H. F. 1980. Some aspects of the nesting behavior a reproductive biology of sea turtles. *American Zoologist* **20**:507-523.
- Högstedt, G. 1980. Evolution of clutch size in birds: adaptive variation in relation to territory quality. *Science* **210**:1148-1150.
- Hussell, D. J. T. 1985. Clutch size, daylength, a seasonality of resources: comments on Ashmole's hypothesis. *The Auk* **102**:632-634.
- Charnov, E. 2006. The offspring-size/clutch-size trade-off in mammals. *American Naturalist* **167**:587-582.
- Iverson, J. B., C. P. Balgooyen, K. K. Byrd, a K. K. Lyddan. 1993. Latitudinal variation in egg a clutch size in turtles. *Canadian Journal of Zoology* **71**:2448-2461.
- Jarvis, M. J. F., C. Jarvis, a R. H. Keffen. 1985. Breeding seasons a laying patterns of the southern African ostrich *Struthio camelus*. *Ibis* **127**:442-449.
- Ji, X. a Z.-W. Wang. 2005. Geographic variation in reproductive traits a trade-offs between size a number of eggs of the Chinese cobra (*Naja atra*). *Biological Journal of the Linnean Society* **85**:27-40.
- King, R. B. 1993. Determinants of offspring number a size in the Brown snake, *Storeria dekayi*. *Journal of Herpetology* **27**:175-185.
- Kratochvíl, L. a D. Frynta. 2006. Egg shape a size allometry in geckos (Squamata: Gekkota), lizards with contrasting eggshell structure: why lay spherical eggs? *Journal of Zoological Systematics a Evolutionary Research* **44**:217-222.
- Kratochvíl, L. a L. Kubička. 2007. Why reduce clutch size to one or two eggs? Reproductive allometries reveal different evolutionary causes of invariant clutch size in lizards. *Functional Ecology* **21**:171-177.
- Krüger, O. a N. B. Davies. 2004. The evolution of egg size in the brood parasitic cuckoos. *Behavioral Ecology* **15**:210-218.
- Lack, D. 1947. The significance of clutch-size. *Ibis* **89**:302-352.
- Lamb, T. a J. D. Congdon. 1985. Ash content: relationships to flexible a rigid eggshell types of turtles. *Journal of Herpetology* **19**:527-530.
- Larriera, A., C. I. Piña, P. Siroski, a L. M. Verdade. 2004. Allometry of reproduction in wild broad-snouted caimans (*Caiman latirostris*). *Journal of Herpetology* **38**:301-304.
- Lepage, D., G. Gauthier, a A. Desrochers. 1998. Larger clutch size increases fledging success a offspring quality in a precocial species. *Journal of Animal Ecology* **67**:210-216.
- Leutenegger, W. 1979. Evolution of litter size in Primates. *The American Naturalist* **114**:525-531.

- Livezey, B. C. a R. L. Zusi. 2007. Higher-order phylogeny of modern birds (Theropoda, Aves: Neornithes) based on comparative anatomy. II. Analysis a discussion. *Zoological Journal of the Linnean Society* **149**:1-95.
- Long, D. R. a F. L. Rose. 1989. Pelvic girdle size relationships in three turtle species. *Journal of Herpetology* **23**:315-318.
- Madsen, T. a R. Shine. 1996. Determinants of reproductive output in female water pythons (*Liasis fuscus*: Pythonidae). *Herpetologica* **52**:146-159.
- Martin, T. E., R. D. Bassar, S. K. Bassar, J. J. Fontaine, P. Lloyd, H. A. Mathewson, A. M. Niklison, a A. Chalfoun. 2006. Life-history a ecological correlates of geographic variation in egg a clutch mass among Passerine species. *Evolution* **60**:390-398.
- Martin, T. E., P. R. Martin, C. R. Olson, B. J. Heidinger, a J. J. Fontaine. 2000. Parental care a clutch sizes in North a South American birds. *Science* **287**:1482-1485.
- Mierop, L. H. S. V. a S. M. Barnard. 1976. Thermoregulation in a brooding female Python molurus bivittatus (Serpentes: Boidae). *Copeia* **1976**:398-401.
- Millar, J. S. 1977. Adaptive features of mammalian reproduction. *Evolution* **31**:370-386.
- Nelson, N. J., M. B. Thompson, S. Pledger, S. N. Keall, a C. H. Daugherty. 2004. Egg mass determines hatchling size, a incubation temperature influences post-hatching growth, of tuatara *Sphenodon punctatus*. *Journal of Zoology* **263**:77-87.
- Newman, D. G., P. R. Watson, a I. McFadden. 1994. Egg production by tuatara on Lady Alice a Stephens Island, New Zealand. Pages 387-398 *New Zealand Journal of Zoology*. Taylor a Francis.
- Nice, M. M. 1937. Studies in the life history of the song sparrow. I. A population study of the song sparrow. . *Trans. Linnaean Soc. New York*. **No. 4**.
- Olsson, M. a R. Shine. 1997. The seasonal timing of oviposition in sand lizards (*Lacerta agilis*): why early clutches are better. *Journal of Evolutionary Biology* **10**:369-381.
- Packard, M. J., G. C. Packard, a T. J. Boardman. 1982. Structure of eggshells a water relations of reptilian eggs. *Herpetologica* **38**:136-155.
- Perrins, C. M. a D. Moss. 1975. Reproductive rates in the great tit. *Journal of Animal Ecology* **44**:695-706.
- Pettifor, R. A. 1993. Brood-manipulation experiments. I. The number of offspring surviving per nest in blue tits (*Parus caeruleus*). *Journal of Animal Ecology* **62**:131-144.
- Rahn, H. a A. Ar. 1974. The avian egg: incubation time a water loss. *The Condor* **76**:147-152.
- Rahn, H., C. V. Paganelli, a A. Ar. 1975. Relation of avian egg weight to body weight. *The Auk* **92**:750-765.
- Ricklefs, R. E. 1977. On the evolution of reproductive strategies in birds: reproductive effort. *The American Naturalist* **111**:453-478.
- Ricklefs, R. E. 1980. Geographical variation in clutch size among Passerine birds: Ashmole's hypothesis. *The Auk* **97**:38-49.
- Seigel, R. A. a H. S. Fitch. 1984. Ecological patterns of relative clutch mass in snakes. *Oecologia* **61**:293-301.
- Seigel, R. A., H. S. Fitch, a N. B. Ford. 1986. Variation in relative clutch mass in snakes among a within species. *Herpetologica* **42**:179-185.
- Seigel, R. A. a N. B. Ford. 1991. Phenotypic plasticity in the reproductive characteristics of an oviparous snake, *Elaphe guttata*: implications for life history studies. *Herpetologica* **47**:301-307.
- Shine, R. 1988. Constraints on Reproductive Investment: A Comparison between Aquatic a Terrestrial Snakes. *Evolution* **42**:17-27.
- Shine, R. a A. E. Greer. 1991. Why are clutch sizes more variable in some species than in others? *Evolution* **45**:1696-1706.

- Shine, R., P. S. Harlow, J. S. Keogh, a n. Boeadi. 1998. The allometry of life-history traits: insights from a study of giant snakes (*Python reticulatus*). *Journal of Zoology* **244**:405-414.
- Sibly, R. M. a J. H. Brown. 2007. Effects of body size a lifestyle on evolution of mammal life histories. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **104**:17707-17712.
- Sinervo, B. 1990. The evolution of maternal Investment in lizards: an experimental a comparative analysis of egg size a its effects on offspring performance. *Evolution* **44**:279-294.
- Smith, C. C. a S. D. Fretwell. 1974. The optimal balance between size a number of offspring. *The American Naturalist* **108**:499-506.
- Smith, H. M., G. Sinelnik, J. D. Fawcett, a R. E. Jones. 1972. A survey of the chronology of ovulation in anoline lizard genera. *Transactions of the Kansas Academy of Science (1903-)* **75**:107-120.
- Tannerfeldt, M. a A. Angerbjörn. 1998. Fluctuating resources a the evolution of litter size in the arctic fox. *Oikos* **83**:545-559.
- Thompson, G. G., E. R. Pianka, a J. D. McEachran. 2001. Allometry of clutch a neonate sizes in monitor Lizards (*Varanidae*: *Varanus*). *Copeia* **2001**:443-458.
- Thorbjarnarson, J. B. 1996. Reproductive characteristics of the order Crocodylia. *Herpetologica* **52**:8-24.
- Tickell, W. L. N. T. b. o. t. g. a., *Dionedeia exulans* a *Diomedea*, epomorphora. *Antarctic Res. Ser.* **12**:1-55. 1968. The biology of the great albatrosses, *Dionedeia exulans* a *Diomedea epomorphora*. *Antarctic Res.* **12**:1-55.
- Tinbergen, J. M. a C. Both. 1999. Is clutch size individually optimized? *Behavioral Ecology* **10**:504-509.
- Verdade, L. M. 2001. Allometry of reproduction in broad-snouted caiman (*Caiman latirostris*). *Brazilian Journal of Biology* **61**:431-435.
- Vidal, N. a S. B. Hedges. 2009. The molecular evolutionary tree of lizards, snakes, a amphisbaenians. *Comptes Rendus Biologies* **332**:129-139.
- Vitt, L. J. a J. D. Congdon. 1978. Body shape, reproductive effort, a relative clutch mass in lizards: resolution of a paradox. *The American Naturalist* **112**:595-608.
- Walker, R. S., M. Gurven, O. Burger, a M. J. Hamilton. 2008. The trade-off between number a size of offspring in humans a other primates. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **275**:827-834.
- Young, J. D. 1950. The structure a some physical properties of the testudinian eggshell. *Proceedings of the Zoological Society of London* **120**:455-469.