

UNIVERZITA KARLOVA V PRAZE

Přírodovědecká fakulta

katedra zoologie

oddělení ekologie a etologie



Diplomová práce

Rozmnožovací strategie vybraných druhů hroznýšovitých hadů (Boidae)

Bc. Tereza Vejvodová

Vedoucí diplomové práce: Doc. RNDr. Daniel Frynta, Ph.D.

Konzultant: Mgr. Olga Šimková

Praha 2014

Prohlášení:

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

V Praze dne

Bc. Tereza Vejvodová

Poděkování:

Na tomto místě bych přednostně chtěla poděkovat svému školiteli Doc. RNDr. Danielu Fryntovi, Ph.D. za jeho pomoc, ochotu a velmi cenné rady při sběru a zpracování získaných dat i při samostatném psaní diplomové práce.

Rovněž bych chtěla poděkovat své rodině, partnerovi a přátelům za podporu, nejen při psaní této práce, ale i během celého mého studia.

Opomenout nemohu ani svou konzultantku Mgr. Olgu Šimkovou, která mě zaučovala v péči o hady, poskytla mi mnoho cenných rad, a také mi velmi pomohla při sběru dat.

Děkuji i Mgr. Veronice Cikánové, Mgr. Lucii Průšové a Mgr. Petře Frýdlové, Ph.D. za společnou péči o hady a za pomoc při sběru dat.

Abstrakt

Důležitou součástí životní historie každého druhu je počet a velikost narozených potomků, který je limitován velikostí mateřské investice. Čeleď hroznýšovitých hadů (Boidae) zahrnuje druhy s různě velkou mateřskou investicí do potomků. Studovaným druhem byl hroznýšovec kubánský (*Chilabothrus angulifer*), který má sníženou velikost vrhu, ale produkuje jedny z největších mláďat v celé čeledi hroznýšovitých. Cílem diplomové práce bylo zanalyzovat vztahy mezi parametry životní historie a pokusit se najít možné evoluční příčiny této vysoké mateřské investice. Z výsledků vyplývá, že rozhodnutí samice o reprodukci je v souladu s „Capital breeder“ strategií, kdy velikost samice pozitivně ovlivňuje velikost vrhu a mláďat. Překvapivým výsledkem je, že menší (mladší) samice rodí spíše syny než dcery, což lze vysvětlit hypotézou Lokální kompetice o zdroje. Zdatnost mláďete by měla růst s velikostí při narození, což se potvrdilo pouze v mezidruhovém srovnání na pravděpodobnosti přežití, u hroznýšovce kubánského je velmi vysoká.

Klíčová slova: hadi, hroznýšovec kubánský, mateřská investice, životní historie, sexuální dimorfismus, poměr pohlaví

Abstract

The important part of life history of species is number and size of offspring, which is limited by size of maternal investment. Family of boas (Boidae) comprises species with various maternal investments. The species of study was Cuban boa (*Chilabothrus angulifer*) having small litter size, but producing one of the biggest neonates from family Boidae. The aim of the thesis was to analyze relationships between life-history parameters and try to find possible evolutionary causes of this huge maternal investment. Results show, that the female's decision to reproduce is under "Capital breeder" strategy, when size of the female positively influence litter size and offspring size. Surprising result is that smaller (younger) females are producing more sons than daughters in accordance with "Local resource competition" hypothesis. Fitness of the young should increase with birth size. That was confirmed only in interspecific survival rate being very high in Cuban boa.

Keywords: snakes, Cuban boa, maternal investment, life history, SSD, sex ratio

Obsah

1. Úvod.....	8
2. Literární přehled	10
2.1 Zkoumané druhy v diplomové práci.....	10
2.2 Energetická náročnost reprodukce	12
2.3 Viviparie a relativní váha snůšky („Relative clutch mass“).....	13
2.4 Reprodukční snaha samice	15
2.5 Manipulace samice ovlivňující viabilitu mlád'at.....	16
2.6 Optimální velikost mlád'at a její morfologická omezení.....	17
2.7 Vliv velikosti matky na velikost vrhu a potomků	18
2.8 Sekundární poměr pohlaví.....	19
2.9 Partenogeneze.....	21
2.10 Velikostní sexuální dimorfismus novorozených mlád'at.....	22
3. Cíle práce	25
3.1 Dílčí hypotézy a otázky	25
4. Metody.....	28
4.1 Metodika získávání dat o narozených mlád'atech	28
4.2 Metodika získávání dat o dospělých jedincích.....	30
4.3 Metody statistického vyhodnocení	31
5. Výsledky	33
5.1 Hroznýšovec kubánský (<i>Chilabothrus angulifer</i>)	33
5.1.1 Účast dospělých samic v reprodukci	33
5.1.2 Velikost vrhu a faktory ji ovlivňující	38
5.1.3 Velikost novorozených mlád'at	41
5.1.4 Sekundární poměr pohlaví.....	43
5.1.5 Pohlavní dvojtvárnost velikosti mlád'at	44

5.1.6 Pravděpodobnost dožití narozeného mláděte určitého stáří	46
5.1.7 Růst jedince v době od narození do stáří čtyř let	47
5.2 Hroznýš Dumerilův (<i>Acrantophis dumerili</i>)	51
5.2.1 Velikost vrhu a ovlivňující faktory	51
5.2.2 Velikost novorozených mlád'at	52
5.2.3 Sekundární poměr pohlaví.....	53
5.2.4 Pohlavní dvojtvárnost velikosti mlád'at	53
5.2.5 Pravděpodobnost dožití narozeného mláděte určitého stáří	55
5.3 Srovnání pravděpodobnosti dožití mlád'at u vybraných druhů hroznýšovitých hadů	57
6. Diskuze	59
6.1 Účast dospělých samic v reprodukci	59
6.2 Velikost vrhu a faktory ji ovlivňující	60
6.3 Velikost novorozených mlád'at	61
6.4 Sekundární poměr pohlaví.....	62
6.5 Pohlavní dvojtvárnost ve velikosti mlád'at.....	63
6.6 Vliv velikosti mláděte na růst a pravděpodobnost dožití do určitého věku	65
6.7 Evoluce vysoké mateřské investice u hroznýšovce kubánského.....	66
7. Závěr	70
8. Seznam literatury	72

1. Úvod

Diplomová práce se zabývá rozmnožovacími strategiemi u vybraných druhů hroznýšovitých hadů, se zvláštním zřetelem na druh hroznýšovce kubánského (*Chilabothrus angulifer*). Rozmnožovací strategie jsou důležitou součástí životní historie každého druhu a odvíjejí se od ekologických podmínek, ve kterých se daný organismus evolučně vyvíjel za působení přirozeného výběru. Lze tedy říci, že rozmnožovací strategie jsou komplexem behaviorálních, fyziologických a morfologických adaptací zvyšujících celkovou zdatnost organismu v daných ekologických podmínkách. Podstatná je produkce co možná největšího počtu přeživších potomků prostřednictvím kompromisu mezi velikostí a počtem narozených mláďat. Tento kompromis je limitován velikostí mateřské investice (určené kompromisem mezi aktuálním a budoucím reprodukčním úspěchem matky), která má významný vliv nejen na velikost a počet narozených mláďat, ale rovněž determinuje zdatnost a životaschopnost potomků. Ty se projeví především na rychlosti růstu, pravděpodobnosti dožití se dospělosti a budoucím reprodukčním úspěchu jedince.

Celá čeleď hroznýšovitých hadů je viviparní, tj. rodí živá mláďata, ale v rámci čeledi se vyskytují velmi rozdílné mateřské investice do velikosti a počtu porozených mláďat. Z toho důvodu je tato skupina ideálním objektem pro zkoumání mezidruhových rozdílů v reprodukčních strategiích, a to i z hlediska endemických navzájem si fylogeneticky příbuzných ostrovních druhů, jejichž biologie je do současné doby pouze povrchně prozkoumána. Z hlediska výzkumu mateřských investic do potomků je z antilských ostrovních druhů nejzajímavější hroznýšovec kubánský. Tento druh má enormně snížený počet mláďat narozených v jednom vrhu, ale naopak produkuje největší mláďata z celé čeledi hroznýšovitých. Podobný kompromis mezi velikostí mláďatek a velikostí vrhu vykazuje z hroznýšovitých hadů ještě madagaskarský druh *Acrantophis madagascariensis*, jež je však velmi vzácným a málo chovaným druhem.

Cílem práce bylo zanalyzovat vztahy zapříčiňující velkou mateřskou investici u hroznýšovce kubánského, popsat velikost porozeného vrhu a potomků a její limitaci velikostí matky, stejně jako vliv velikosti narozených mláďat na růst a pravděpodobnost přežití. Rovněž jsou v práci zahrnuty výsledky o poměru pohlaví a velikostním sexuálním dimorfismu mláďat. Hroznýš Dumerilův (*Acrantophis dumerili*) posloužil pro srovnání parametrů životní historie s hroznýšovcem kubánským, vzhledem k podobnosti ekologické strategie. Naopak pravděpodobnost přežití a její závislost na

velikosti mlád'at byla mezidruhově srovnána s blíže fylogeneticky příbuznými antilskými druhy hroznýšovitých hadů, u nichž samice rodí početnější vrhy s malými mlád'aty.

V následujícím literárním přehledu jsou představeny zkoumané druhy hroznýšovitých hadů. Čtenář se v něm rovněž seznámí s hypotézami a teoriemi okolo mateřských investic u šupinatých plazů a dále s faktory ovlivňujícími velikost vrhu, velikost, zdatnost a životaschopnost mlád'at s podporou empirických výsledků z jiných studií.

2. Literární přehled

2.1 Zkoumané druhy v diplomové práci

Hroznýšoví hadi (Boidae) jsou skupinou jihoamerických nejedovatých hadů obsahující rody *Boa*, *Chilabothrus*, *Corallus*, *Epicrates* a *Eunectes* a patřící do nadčeledi Booidea. V této nadčeledi jsou dále zahrnuty čeledi Calabariidae (rod *Calabaria*; Afrika), Candoiidae (rod *Candoia*; Nová Guinea, Šalamounovy ostrovy, Fidži a okolní indonéské ostrovy), Charinidae (rod *Charina*, *Lichanura*, *Exiliboa*, *Ungaliophis*; Severní a Střední Amerika), Erycidae (rod *Eryx*; jihovýchodní Evropa, severní Afrika, Střední východ a jihozápadní Asie) a Sanziniidae (rod *Acrantophis* a *Sanzinia*; Madagaskar) (Pyron et al., 2014).

Pro bližší seznámení s evolucí a fylogenezí rodu *Epicrates* sensu lato, tj. včetně rodu *Chilabothrus*, lze nahlédnout do prací Sheplan a Schwartz (1974), Tolson (1987), Kluge (1989), Noonan a Chippindale (2006), Passos a Fernandez (2008), jež zrevidovali komplex poddruhů hroznýšovce duhového (*Epicrates cenchria*), Rivera et al. (2011), Reynolds et al. (2013), který rozdělil původně jediný rod *Epicrates* na kontinentální rod *Epicrates* a ostrovní rod *Chilabothrus*, a Reynolds et al. (2014). Burbrink (2005) se zabýval postavením hroznýše královského (*Boa constrictor*) ve fylogenetickém stromě. Evolucí struktury spermií v rámci Boinae se zabýval Tavares-Bastos et al. (2008).

Prostudovanost jednotlivých druhů je velmi nevyvážená, převažuje výzkum parazitálních nemocí pravděpodobně i jako důsledek časté chovanosti hroznýšovitých v zajetí. Ucelenější náhled do reprodukční biologie hroznýšovitých hadů nabízí Murphy et al. (1978), Murphy et al. (1981) a Pizzatto a Marques (2007). Pokud jde o ekologii, biologii a reprodukci tak nejvíce se v současnosti zkoumá poddruh hroznýše královského *Boa constrictor occidentalis* (např. Bertona a Chiaraviglio, 2003; Chiaraviglio et al., 2003; Chiaraviglio, 2006; Rivera et al., 2006; Tourmente et al., 2006; Cardozo a Chiaraviglio, 2008; Cardozo a Chiaraviglio, 2011), který je ohroženým druhem. Z kontinentálních hroznýšů se dále zkoumá hroznýšovec duhový (*Epicrates maurus*) (např. Lourdais et al. 2004, 2005 a 2006) a dále anakondy (rod *Eunectes*) (např. Calle et al., 1994; Dirksen, 2002; McConnachie et al., 2011; McCartney-Melstad et al., 2012; Rivas et al., 2007).

Z antilských ostrovních druhů je nejrozsáhlejší práce Sheplan a Schwartz (1974). Studie genetiky, potravní a populační biologie se objevují u hroznýšovce portorického (*Chilabothrus inornatus*) (např. Rodríguez-Durán, 1996; Puente-Rolón a Bird-Picó,

2004; Wunderle et al., 2004; Puente-Rolón et al., 2013) a u hroznýšovce jamajského (*Chilabothrus subflavus*) (Koenig et al., 2007; Tzika et al., 2008; Tzika et al., 2009; Miersma, 2010; Wilson et al., 2011). Hroznýšovcem bahamským (*Chilabothrus striatus*) se zabývali, kromě Sheplan a Schwartz (1974), Knapp a Owens (2004) a Durden a Knapp (2005). Hroznýšovcem kubánským se zabýval rovněž Sheplan a Schwartz (1974). Česká republika, konkrétně Zoo Praha, vede plemennou knihu hroznýšovce kubánského (Rehák, 1996).

Fylogenetikou a fylogeografií madagaskarských druhů hroznýšovitých hadů se zabýval Vence et al. (2001) a Orozco-Terwengel et al. (2008). Reprodukci zkoumali například Carpenter et al. (1978) a Branch (1981) a potravní ekologii Burney (2002).

Chilabothrus angulifer (BIBRON, 1843)

Hroznýšovec kubánský se vyskytuje endemicky na ostrově Kuba a ke Kubě patřícímu Ostrovu Mládeže (Isla de la Juventud). Jsou to převážně soumravná až noční zvířata vyskytující se hlavně v zalesněném prostředí. Často vyhledávají úkryty v jeskyních a skalních převiscích, kde nachází potravu v podobě netopýrů. Dále požívají také krysy rodu *Rattus* nebo domestikovanou drůbež (Sheplan a Schwartz, 1974) a hutie (Capromyidae). V dospělosti mají samci délku těla kolem 170 cm a samice kolem 225 cm. Celková velikost mláďat se pohybuje okolo 60 cm (Sheplan a Schwartz, 1974) a váží 150 g.

Acrantophis dumerili (JAN, 1860)

Hroznýš Dumerilův je endemickým druhem ostrova Madagaskar. Vyskytuje se v centrální a jižní části Madagaskaru, kde obývá suché lesy a křovinaté savany. Jedná se o terestrického hada s noční aktivitou. Potravou je hlavně domestikovaná drůbež (Glaw a Vences, 2007) a jiní ptáci, i když samozřejmě mohou lovit i jiné pozemní obratlovce jako hlodavce, tenreky a poloopice. Z osobní zkušenosti mohu uvést, že mláďata mnohem ochotněji přijímají za potravu malá třídní kuřata než laboratorní myši. Dospělí hadi měří okolo 145 cm, avšak maximální délka může být až 300 cm. Mláďata měří okolo 50 cm a váží od 60 do 100 g (Glaw a Vences, 2007).

Chilabothrus striatus (FISCHER, 1856)

Hroznýšovec bahamský je arborikolní druh vyskytující se na Bahamských ostrovech a ostrově Hispaniola. Potravou jsou v dospělosti hlavně endotermní obratlovci, ale

Henderson et al. (1987 podle Knapp a Owens 2004) uvádí, že jedinci o délce těla < 60 cm požírají pouze ektotermní druhy rodu *Anolis*, teprve při délce těla > 80 cm se přeorientovávají na endotermní obratlovce. Avšak Knapp a Owens (2004) zaznamenali i jedince o délce těla nad 80 cm, kteří se krmili na mláďatech leguána *Cyclura cyclura*. Dospělí hadi měří kolem 200 cm, avšak mláďata mají pouze 38 cm (Sheplan a Schwartz, 1974) a váží 17 g.

***Chilabothrus subflavus* (STEJNEGER, 1901)**

Hroznýšovec jamajský je endemickým druhem na ostrově Jamajka. Jedná se o arborikolní druh živící se ptáky (Koenig et al., 2007). Druh je v současnosti ohrožen mimo jiné invazním druhem ropuchy obrovské (*Bufo marinus*), kterou hadi považují za kořist, jež je však pro ně jedovatá kvůli obsaženým bufotoxinům (Wilson et al., 2011). Dospělí hadi dosahují délky těla 200 - 250 cm (Miersma, 2010), mláďata při narození měří kolem 45 cm a váží zhruba 15 g.

***Chilabothrus inornatus* (REINHARDT, 1843)**

Hroznýšovec portorický je endemickým druhem ostrova Portoriko. Jedná se o noční arborikolní druh. Zdržují se v okolí jeskyň, kde chytají svou hlavní potravu netopýry. Hadi dosahují v dospělosti délky kolem 200 cm (Rodríguez-Durán, 1996). Mláďata se rodí malá, měří kolem 35 cm a váží 13 – 20 g.

2.2 Energetická náročnost reprodukce

Reprodukce je energeticky a časově náročná činnost. Platí to pro hledání a nalezení vhodného partnera, přesvědčení partnera k páření, samotný pohlavní akt, graviditu a následnou péči o mláďata. Samci a samice v různých fázích rozmnožování investují více či méně energie. U plazů se běžně vyskytují energeticky náročné samčí souboje o samice (např. Carpenter et al., 1978; Murphy et al., 1981; Madsen a Shine, 1992a). Zároveň ovšem panuje všeobecný názor, že tvorba spermií u samců je „levnou“ záležitostí. Toto vyvrací Olsson et al. (1997), který ve své studii na zmiji obecné (*Vipera berus*) určil spermatogenezi jako hlavní zdroj ztráty energie u samce během doby rozmnožování. Ztráta energie při rozmnožování se může u samců projevit například zpomalením růstu jako je tomu u hada *Nerodia sipedon*. U tohoto druhu rostou rozmnožující se samci pomaleji, ale se zvětšováním těla se u nich zvyšuje pravděpodobnost přežití hibernace. Naopak u rychle rostoucích nerozmnožujících se

samců pravděpodobnost přežití hibernace se zvětšováním velikosti jejich těla klesá. To znamená, že je zde určitá přirozená selekce, kdy pouze ti nejlepší samci mohou nést náklady na reprodukci, pomalu růst a i přesto přežít s větší pravděpodobností než samci o nižší kvalitě, kteří se rozmnožování neúčastní (Brown a Weatherhead, 2004).

Samice plazů řeší energetickou náročnost rozmnožování dvěma hlavními způsoby. Mohou počkat na dobu, kdy budou mít dostatek uložených energetických rezerv ve formě tukových zásob, tzv. „Capital breeder“ strategie, nebo je energie z potravy okamžitě importována do reprodukce, tzv. „Income breeder“ strategie (Drent a Daan, 1980 podle Naulleau a Bonnet, 1996). Hadi jsou jako ektotermové predisponováni pro ukládání energetických rezerv. Jsou tedy dobrým studijním subjektem z hlediska reprodukčních investic a zkoumání kompromisu mezi počtem mláďat a velikostí mláďate. Klasickým příkladem druhu, který se chová podle „Capital breeder“ strategie, je zmije *Vipera aspis* nebo druhy rodu *Crotalus*, kdy samice mají jeden vrh za několik let (Bonnet et al, 1998). Samicím druhů rozmnožujících se na základě „Capital breeder“ strategie trvá i několik let než znovu načerpají dostatek rezerv, aby se rozmnožily (Aubret et al., 2002). Následkem rozhodnutí investovat své energetické rezervy do množení, množící se samice snižují rychlost růstu (například *Acrochordus arafurae* – Houston a Shine, 1994; *Urosaurus ornatus* – Landwer, 1994; *Vipera aspis* – Bonnet et al., 2000; *Notechis scutatus* – Bonnet et al., 2011; *Varanus indicus* – Frýdlová et al., 2013). Na rozdíl od hadů se někteří ještěři chovají v souladu s „Income breeder“ strategií (Warner et al., 2008), i když i u hadů má na fekunditu (plodnost) vliv aktuální příjem potravy těsně před ovulací (Lourdais et al., 2003).

2.3 Viviparie a relativní váha snůšky („Relative clutch mass“)

Samice se liší rovněž i ve způsobu reprodukce. Plazí druhy se mohou rozmnožovat oviparně (kladením vajec) nebo viviparně. Viviparie se v průběhu evoluce ještěřů a hadů vyvinula nejméně stokrát (Shine, 1985 podle Shine, 2014), zřejmě jako odpověď na osídlení habitatů s chladnějším klimatem (Shine, 1995), i když viviparní druhy se vyskytují i v tropických oblastech (např. právě celá čeleď hroznýšovitých, Boidae). V nízkých teplotách by samice měly produkovat, co největší potomky (Bownds et al., 2010), což potvrzují druhy obývající rozsáhlý areál, kde samice v severnějších populacích kladou signifikantně větší vejce než u populací jižnějších (např. *Takydromus septentrionalis* – Du et al., 2010; *Elaphe carinata* – Qu et al., 2011). V severních populacích rovněž vajíčka obsahují méně vody a více žloutku, který zajišťuje větší

množství energie pro vývin embrya (Du et al., 2010). Viviparní druhy, které vyživují embrya přímo přes matku, mají žloutek menší (Itonaga et al., 2011). Hlavní výhodou viviparie v chladnějších oblastech je zajištění stabilních teplotních podmínek pro úspěšný vývin embryí (Shine, 2004), což má vliv na rozvinutí správných fenotypových vlastností zvyšujících přežívání a reprodukční úspěšnost daného jedince (Shine, 1995). Feldman a Meiri (2013) zjistili, že viviparní druhy hadů jsou váhově těžší ve srovnání s oviparními druhy relativně stejné velikosti. Viviparie je tedy energeticky náročnější než oviparie, což potvrzují i případy semelparie (produkce jedné snůšky či vrhu za život) u zmije *Vipera aspis* (Bonnet et al., 2002).

Základním indexem vyjadřujícím optimální velikost snůšky či vrhu je relativní váha snůšky (angl. Relative Clutch Mass, RCM). Relativní váha snůšky je poměr mezi váhou snůšky/vrhu a váhou matky. RCM podléhá jiným selekčním tlakům, než které působí na velikost snůšky, velikost vejce, frekvenci množení a věkově specifické přežívání, a proto s nimi nesmí být zaměňována. Samice obtěžkána snůškou má jinou schopnost utéci predátorům a ta tak determinuje pravděpodobnost přežití u reprodukčních samic. RCM podléhá evoluční historii (Vitt a Price, 1982) a také tvaru těla daného druhu. Shine (1992) prozkoumal 42 druhů ještěřů a hadů a zjistil, že druhy s větším objemem břicha relativním k velikosti těla měly větší RCM, avšak hadi mající téměř 2x tak velký abdominální prostor než ještěři se příliš neliší ve velikosti snůšek či vrhů od ještěřů. RCM patrně nepodléhá zvětšujícímu se věku a s ním ani rostoucí velikosti těla, ale zůstává relativně stabilní (Seigel et al., 1986). Jak ukázal Iverson et al. (2004) ke změně RCM může dojít velmi rychle, řádově v desítkách let. Iverson et al. (2004) porovnával leguány rodu *Cyclura*. Zjistil, že po kolonizaci menších antilských ostrovů se redukovala velikost samice, velikost a váha snůšky a RCM, přičemž se nezměnila váha jednotlivého vejce ani váha mláďete. Vzhledem k nedávné kolonizaci těchto ostrovů je tato redukce patrně reakcí na snížení dostupnosti zdrojů, spíše než reakcí na faktory ovlivňující přežití, jako je predace.

Viviparní druhy snižují RCM relativně ke svému tělu, naopak oviparní druhy vykazují mírné, i když neprůkazné zvýšení RCM (Seigel et al., 1986). Důvodem je pravděpodobně vyšší mortalita gravidních samic nebo samic po porodu u viviparních druhů. Mortalita gravidních samic může být způsobena větší expozicí predátorům při vyhřívání se (Shine, 1980) a dlouhodobým snížením hybnosti a rychlosti těla, prokázáno například u *Thamnophis marcianus* (Seigel et al., 1987), *Carlia rubrigularis* (Goodman, 2006) a *Pseudemoia entrecasteauxii* (Itogana et al., 2012). Důležitým

faktorem je také energetická náročnost gravidity, která se ukazuje i na zvýšeném metabolismu a větší spotřebě kyslíku během této doby (např. *Python regius* – Ellis a Chappell, 1987; *Epicrateres maurus* – Lourdais et al., 2004; *Acanthophis praelongus* – Schultz et al., 2008). Předpokladu, že viviparní druhy mají menší RCM než oviparní, neodpovídají viviparní populace ještěřky živorodé (*Zootoca vivipara*), které vykazují neobvykle vysokou RCM. Zároveň tyto populace mají nízkou porodní váhu mláďat (Roitberg et al., 2013). Autoři odkazují na Winkler-Wallinův model z roku 1987, který poukazuje na negativní evoluční propojení mezi celkovou reprodukční investicí a alokací energie do jednotlivých potomků. Je také možné, že skutečná relativní váha snůšky může být jiná. Jak uvádí Bonnet et al. (2003) existuje pět pravděpodobných důvodů, proč RCM může být u samic jiná. Těmi důvody jsou: (1) fluktuace ve variabilitě a hustotě dostupné kořisti, (2) vyšší mortalita samic s vysokým RCM, kdy tyto samice nemusí být obsaženy ve výzkumných studiích, (3) schopnost výzkumníků odchytit i gravidní samice s nižší než průměrnou RCM (mohou být více pohyblivé či se mohou méně vyhřívat než samice s průměrnou či vyšší RCM), (4) selektivita vědeckého týmu, jenž může vybírat pouze zřetelně gravidní samice a ne samice s méně embryi či vejci a (5) velikost vzorku zkoumaných gravidních samic.

2.4 Reprodukční snaha samice

Energetická náročnost reprodukce ovlivňuje nejen současnou fekunditu samice, ale i její budoucí možnost rozmnožení. Tento vztah vyjadřuje reprodukční snaha samice (angl. Reproductive effort) (Williams 1966a, 1966b podle Shine a Schwarzkopf, 1992), kdy budoucí fekundita může být snížena poklesem pravděpodobnosti přežití, snížením energetických rezerv a/nebo snížením rychlosti růstu samice, kdy velikost samice zvláště u hadů silně pozitivně koreluje s velikostí snůšky či vrhu (viz podkapitola 2.7, str. 18). Ukazuje se, že pro optimalizování reprodukční snahy u mnoha plazů je evolučně zásadní právě kompromis mezi současnou fekunditou a pravděpodobností přežití do další reprodukce než mezi fekunditou a tělesným růstem (Shine, 1980; Shine a Schwarzkopf, 1992). Schwarzkopf a Andrews (2012) zmiňují hypotézu sobecké matky (angl. Selfish mother hypothesis), kdy optimalizování mezi současnou a budoucí reprodukční investicí vede ke změně v chování samice. Jak ukázal DeNardo et al. (2012) na krajtách, samice sice maximalizuje fitness potomků optimalizováním současné reprodukční investice, ale zohledňuje i svůj budoucí reprodukční potenciál. Hypotézu sobeckých matek lze podpořit i zdokumentovanými případy konzumace

neoplozených vajec a mrtvě narozených mláďat po porodu u hroznýše duhového *Epicrates maurus* (Lourdais et al., 2005). Stejně chování bylo zaznamenáno u chřestýše *Crotalus polystictus*, kde větší tendenci pro konzumaci neoplozených vajec a mrtvých mláďat měly samice rodící později v sezóně (Deloya et al., 2009). Zkonzumování neoplozených vajec či mrtvých mláďat napomáhá samici získat zpět investovanou energii a rychleji se tak zotavuje po porodu, což může ovlivnit její přežití či rychlost nového zabřeznutí. Samice *Epicrates maurus*, které po porodu zkonzumovaly neoplozená vejce, rychleji získaly zpět svalovou hmotu ztracenou během gravidity než samice, kterým byla konzumace neoplozených vajec znemožněna (Lourdais et al., 2005).

2.5 Manipulace samice ovlivňující viabilitu mláďat

Změnám v chování samice se věnuje také hypotéza mateřské manipulace (angl. Maternal manipulation hypothesis), která uvádí, že samice aktivně regulují vývojové podmínky pro optimalizaci životaschopnosti a kvality potomků (Shine, 1995). Podstatnou součástí aktivní regulace podmínek pro zdárný vývoj potomků je správný výběr místa pro naklazení vajec a následná post-ovipoziční péče samice. Potomci samic se výrazně liší ve fenotypových vlastnostech v závislosti na přítomnosti samice a délce její inkubace, jak bylo prokázáno u krajt královských (*Python regius*). Inkubovaní potomci se líhnou dříve (Ellis a Chappell, 1987), jsou delší, těžší a vyznačují se celkově lepší lokomocí a kondicí těla (Aubret et al., 2005) než neinkubovaní jedinci. Pouhá přítomnost samice ovlivňuje úspěšnost vylíhnutí, pokud má hnízdo dostatečnou teplotu pro úspěšný vývoj vajec, samice zůstává po určitou dobu v blízkosti vajec, ale neprovádí tzv. třesovou termogenezi (*Liasis fuscus* – Madsen a Shine, 1999; *Python regius* – Aubret et al., 2005). Jak zjistili Shine a Elphick (2001) u australského druhu scinka *Bassiana duperreyi* i krátkodobá změna teplotních podmínek krátce po ovipozici vajec vede k zásadním změnám ve fenotypových vlastnostech potomků. To může být důvodem, proč i přes optimální teplotní podmínky v hnízdech samice zůstávají u svých snůšek. Na druhou stranu Du et al. (2013) objevil, že i samotná embrya uvnitř vajec jsou schopná určité fyziologické termoregulace, která se projevila hlavně při ochlazování vajec, kdy vejce s živými zárodky hadů (*Morelia spilota*, *Elaphe taeniura* a *Python molurus*) se zchlazovala mnohem pomaleji než vejce obsahující mrtvé zárodky.

Viabilitu a kvalitu mláďat v hnízdě neovlivňují pouze teplotní, nýbrž i vlhkostní podmínky. Samice hada *Tropidonophis mairii*, které umístily snůšku do hnízda s

vlhkým substrátem, mají větší potomky se silnější muskulaturou než ty, které inkubovaly v sušších hnízdech (Brown a Shine, 2004). U samic krajty královské (*Python regius*) vejce během dvouměsíční inkubační doby ztratila okolo 30 % váhy, což naznačuje poměrně velkou ztrátu vody. Největší ztrátu vlhkosti měly uměle zvětšené snůšky o 50 %, i přes přítomnost a obtočení samice. Tyto uměle zvětšené snůšky měly nejnižší úspěšnost líhnutí, protože je samice nedokázaly plně zakrýt svým tělem, a tak zabránit vypařování vody (Aubret et al., 2003).

Optimalizace kvality potomků se může vyskytovat i u viviparních druhů šupinatých, a to i u tropických druhů. Gravidní samice smrtonoše *Acanthophis praelongus* v ideálních teplotních podmínkách (25 – 31 °C) a v užším rozmezí teplot než vyhledávají ne gravidní samice (23 – 33 °C) rodí větší potomky, což jim může zajistit větší úspěšnost přežití (Webb et al., 2006). DeNardo et al. (2012) došel k závěru, že samice krajt se chovají hlavně podle hypotézy mateřské manipulace, ale některé změny v jejich chování lze přisoudit hypotéze sobecké matky. Samice svým rozhodováním a chováním udržují rovnováhu mezi současnou reprodukcí (tvorba kvalitních potomků) a budoucí úspěšností rozmnožování.

2.6 Optimální velikost mlád'at a její morfologická omezení

Kvalitní mlád'ata musejí mít určitou optimální velikost, která jim přináší největší výhody pro dané prostředí a největší budoucí reprodukční úspěch, tzv. teorie optimální velikosti potomků (angl. Optimal offspring size theory) (Smith a Fretwell, 1974). Dle přírodního výběru by měla být udržována rovnováha mezi velikostí potomka a jejich celkovým počtem v jedné snůšce či vrhu. Pokud existuje určitá optimální velikost potomka, pak by větší samice měly produkovat více potomků optimální velikosti. Na druhou stranu každé další vejce/potomek vyžaduje velkou investici, jak uvádí hypotéza dílčí velikosti vajíčka (angl. Fractional egg size hypothesis). Z této teorie vyplývají dva závěry: (1) druhy s malými snůškami, ale velkými vejci raději zvětšují samotnou velikost vajíčka než početnost snůšky a (2) velikost vajíčka by měla být vnitrodruhově mnohem variabilnější u těchto druhů v závislosti na množství získané dodatečné energie (Ricklefs, 1968). Podporou pro tuto teorii, alespoň co se prvního závěru týče, je studie na užovce *Spalerosophis diadema*, která klade v 3 – 9 velkých vajec. Váha snůšky se u ní zvyšuje s váhou samice a průměrná váha jednoho vajíčka je větší u těžších samic (Ford a Seigel, 2010). Hypotézu dílčí velikosti vajíčka a množství investice dávané do

potomků lze zkoumat pomocí manipulačních experimentů, ať už jde o manipulaci s množstvím potravy přijímané samicí a jejím vlivem na potomky (například *Lamprophis fuliginosus* - Byars et al., 2010; *Spalerosophis diadema* - Ford a Seigel, 2010), nebo manipulací přímo s počtem ovulovaných vajec pomocí hormonů (*Naja atra* – Ji et al., 2009) nebo odnětím vajec při vitelogenezi (např. *Urosaurus ornatus* - Landwer, 1994; *Elaphe carinata* – Ji et al., 2006).

Optimální velikost potomka může být však u druhu limitována fyziologicky či morfologicky (například velikostí pánve – Congdon a Gibbons, 1987). Pokud není u druhu optimalizována velikost potomka, pak se může uplatňovat tzv. hypotéza morfologického omezení (angl. Morphological constraint hypothesis), kdy by každá samice měla tvořit největší počet potomků, o co největší velikosti, kterých je samice morfologicky a fyziologicky schopná. Macip-Ríos et al. (2012) zkoumal na želvě *Kinosternon integrum* platnost hypotézy morfologického omezení a teorii o optimální velikosti potomků. Zjistil, že hypotéza morfologického omezení (šířka pánve a objem břicha) platí pouze pro samice, jejichž plastron (spodní část krunýře) má délku nižší než 140 mm. U větších samic již platí teorie o optimální velikosti potomků. Rovněž Iverson et al. (2004) popsal na leguánech *Cyclura cyclura inornata*, že menší samice mají menší rozevření pánve, a tak produkují prodloužená vejce, která jim umožňují investovat relativně stejné množství energie do potomků jako větším samicím, které nejsou morfologií pánve omezeny. Naopak hadi nejsou omezení morfologií pánevního pletence pro produkci potomstva (Ji et al., 2006), na druhou stranu mohou být omezení morfologií vaječníků a počtem gonocytů (Radder et al., 2008), či objemem břicha (Shine, 1992). Jak lze předpokládat, tak u jednotlivých druhů šupinatých plazů může platit více než jedna teorie či hypotéza, mohou se navzájem prolínat, působit spolu či proti sobě. Zjednodušeně shrnuto jde vždy o množství současné energetické investice do potomstva (počet versus velikost potomka). Tato investice by měla být dostatečná na tolik, aby se narodili kvalitní potomci s vysokou pravděpodobností přežití, ale současně by neměla být na tolik vysoká, aby znemožnila samici budoucí rozmnožení.

2.7 Vliv velikosti matky na velikost vrhu a potomků

Velikost snůšky či vrhu vysoce pozitivně koreluje s velikostí matky (*Vipera berus* – Madsen a Shine, 1992b; *Regina grahami* – Seigel, 1992; *Coronella austriaca* – Luiselli et al., 1996; *Liasis fuscus* – Madsen a Shine, 1996; *Malayopython reticulatus* – Shine et al., 1998; *Nerodia sipedon* – Weatherhead et al., 1999; rod *Varanus* – Thompson a

Pianka, 2001; *Python regius* - Aubret et al., 2003; *Cyclura cychlura inornata* – Iverson et al., 2004; *Niveoscincus ocellatus* – Wapstra et al., 2004; *Thamnophis ordinoides* – Gignac a Gregory, 2005; *Elaphe carinata* – Ji et al., 2006; *Tropidonophis mairii* – Brown a Shine, 2009; *Naja atra* – Ji et al., 2009; *Lamprophis fuliginosus* – Byars et al., 2010; *Spalerosophis diadema* – Ford a Seigel, 2010). V některých studiích se závislost těchto dvou proměnných neukazuje, ale je otázkou, zda není pouze utajená. Například ve studii na zmiji *Vipera aspis* závislost velikosti vrhu na velikosti matky nebyla průkazná, nicméně korelovala velikost samice s počtem ovulovaných vajíček (Bonnet et al., 2000). Samice mají možnost některá neoplozená vejce či mrtvé zárodky zpětně resorbovat. Je proto nutné znát i počáteční možnosti druhu v počtu ovulovaných vajíček pro lepší pochopení biologie a reprodukčních investic daného druhu a jeho fyziologických, morfologických a energetických omezení s tím souvisejících.

Zvětšující se velikost matky se nemusí vždy promítnout na velikosti snůšky či vrhu, ale může vést k zvětšení velikosti jednotlivých mláďat (*Eunectes murinus* - Rivas et al., 2007; *Ctenophorus fordi* – Uller a Olsson, 2010; *Anolis sagrei* – Warner et al., 2013). Toto zvětšení může pozitivně ovlivnit pravděpodobnost přežití mláďáte (*Tropidonophis mairii* – Brown a Shine, 2009), avšak u některých druhů se na pravděpodobnosti přežití neprojeví (*Naja atra* – Ji et al., 2009; *Ctenophorus fordi* – Uller a Olsson, 2010). V jiných případech může zvětšení velikosti mláďáte vést k rozdílné mortalitě, kdy u scinka *Eulamprus heatwolei* větší synové hynou méně než větší dcery (Langkilde a Shine, 2005).

2.8 Sekundární poměr pohlaví

Významnou složkou výzkumu reprodukční biologie druhů je poměr pohlaví, ať už při početí (primární), při narození (sekundární) nebo při dosažení dospělosti (terciální). Přírozená selekce by měla udržovat poměr pohlaví v rovnováze se stejným počtem narozených samců jako samic. Existuje však několik teorií diskutujících možnosti mateřské manipulace s poměrem pohlaví. Mezi ně patří Fisherova teorie, jejímž předpokladem je rovnoměrná alokace zdrojů do potomků obou pohlaví (Fisher, 1930 podle Nováková et al., 2010), dále model lokální kompetice o zdroje (Clark, 1978 podle Nováková et al., 2010) a reprodukční partnery (Hamilton, 1967) a vliv parazitace (Kaňková et al., 2007a; Kaňková et al., 2007b). Oproti teorii Fishera, Trivers-Willardova hypotéza o rozdílných iniciálních investicích do potomků, ukazuje, že poměr pohlaví může být za dobře definovaných podmínek vychýlen z rovnováhy. Pro

platnost Trivers-Willardovy hypotézy by měly být splněny 3 předpoklady: (1) kondice mláděte odpovídá míře investice rodiče, (2) kondice mláděte přetrvává do dospělosti a (3) výhoda v kondici pomůže jednomu pohlaví, tomu s větší variancí v počtu potomků zpravidla samci, v reprodukčním úspěchu více než pohlaví druhému, zpravidla samici. Při splnění těchto předpokladů bude mít syn v lepší kondici vyšší reprodukční úspěch než dcera. Naopak dcera ve špatné kondici bude mít vyšší reprodukční úspěch než syn. V souladu s přirozeným výběrem by tedy samice (matky) ve špatné kondici měly produkovat spíše dcery než syny (Trivers a Willard, 1973). Tento trend by se měl projevit hlavně u druhů s vysokou iniciální investicí do mláděte.

Samice šupinatých plazů s teplotně určeným pohlavím potomků mají manipulaci s poměrem pohlaví potomků „zjednodušenou“ správným výběrem teploty pro vývin mláďat. Samice druhů s geneticky určeným pohlavím mohou manipulovat poměrem pohlaví již v uteru, kde heterogametická pohlaví mají větší mortalitu než homogametická (Trivers a Willard, 1973). U ještěřů existují obě možnosti chromozomového určení, s heterogametickými samicemi (ZW) a s heterogametickými samci (XY). U hadů jsou heterogametické pouze samice (ZW). I přesto, že je sekundární poměr pohlaví vyrovnaný, může být primární poměr pohlaví výrazně vychýlen k jednomu pohlaví. Baron et al. (2010a) našel mírně vychýlený poměr pohlaví ve prospěch samic u mrtvě narozených mláďat zmije *Vipera ursinii ursinii*. Avšak nelze s jistotou říci, že je tento trend běžný u daného druhu vzhledem k malému počtu mrtvých jedinců v této studii. Současně také objevil tendenci starších samic rodit spíše samce, což může být snaha matek vyhybat se páření se svými syny a tedy inbreedingu. Podobně u kobry *Naja atra* umírají dcery krátce po vylíhnutí více než synové (Ji et al., 2009). U druhu *Regina grahami* (Seigel, 1992) a *Charina bottae umbratica* je poměr pohlaví novorozenců vychýlený ve prospěch dcer, kde se u druhého druhu předpokládá, že je to obranný mechanismus proti větší mortalitě samic před dosažením reprodukční dospělosti (Hoyer a Stewart, 2000). Naopak Luiselli et al. (1996) pozoroval u užovky hladké (*Coronella austriaca*) vychýlení poměru pohlaví ve prospěch samců u vrhů neobvykle velkých relativně k velikosti matky a u vrhů s vysokým zastoupením mrtvých novorozenců. Poměr pohlaví narozených potomků může také ovlivňovat načasování. Více samců se rodí později v reprodukční sezóně u scinka *Niveoscincus ocellatus* (Wapstra et al., 2004) a u *Elaphe obsoleta* (Blouin-Demers a Weatherhead, 2007). Záležet může také na klimatických podmínkách. U hadů rodu *Aspidelaps* je poměr pohlaví vychýlen ve prospěch samců v suchých podmínkách

a ve prospěch samic ve vlhkých podmínkách. Tyto odchylky mohou být pravděpodobně důsledkem rozdílné mortality embryí za daných podmínek (Reichling a Gutzke, 1996). Naopak vyrovnaný poměr pohlaví narozených potomků byl pozorován u *Nerodia sipedon* (Weatherhead et al., 1995), *Boa constrictor amarali* (Andrade a Abe, 1998), *Trimeresurus stejnegeri stejnegeri* (Wang et al., 2003), *Tropidonophis mairii* (Brown a Shine, 2004), *Thamnophis sauritus* (Weatherhead et al., 2006), *Thamnophis sirtalis* a (Weatherhead et al., 2006; Krause a Burghardt, 2007), *Hydrophis cyanocinctus* (Karthikeyan et al., 2008) a *Thamnophis gigas* (Halstead et al., 2011).

2.9 Partenogeneze

Některé druhy plazů se mohou rozmnožovat pomocí partenogeneze (= vývin embrya bez oplození spermií). Partenogeneze může být apomiktická (obligátní), kdy jsou známy populace unisexuálních druhů. U ještěřů se apomiktická partenogeneze vyskytuje v čeledi Lacertidae u rodu *Darevskia* (např. Darevsky, 1958 podle Murphy et al., 2000) a v čeledi Teiidae (*Cnemidophorus* - Maslin, 1971; *Aspidoscelis* - Lutes et al., 2011), u hadů je známý jediný případ u *Ramphotyphlops braminus* (Nussbaum, 1980). Partenogeneze může být také automiktická (fakultativní), kdy druh se rozmnožuje partenogeneticky pouze za specifických podmínek. U hadů, kde samice je heterogametickým pohlavím, vznikají partenogeneticky samec i samice. Pohlaví partenogenetického potomka může být samec (ZZ), samice (ZW) a samice (WW). Při vzniku ZZ samce nebo WW samice dochází k automixii, kdy je diploidního stavu po meióze znovu dosaženo duplikací nebo fúzí meiotických produktů. Při terminální fúzi jsou mláďata WW samice a jsou homozygotnější než matka, zatímco při centrální fúzi se zachovává mateřská heterozygotnost a vznikají ZZ samci. ZW samice vzniká endoreplikací jaderného genomu a ponechává si heterozygotnost matky (Lampert, 2008). WW samice se považovaly za letální. První objevená WW samice byla u hroznýše královského (*Boa constrictor*) (Booth et al., 2011a). Od té doby je kombinace vitálních WW samic známá i u hroznýše *Epicrates maurus* (Booth et al., 2011b) a *Epicrates cenchria* (Kinney et al., 2013). U *Agkistrodon contortrix* jsou zdokumentovány partenogenetičtí ZZ samci (Booth a Schuett, 2011) a u *Python molurus bivittatus* partenogenetické ZW samice (Groot et al., 2003). Fakultativní partenogeneze byla také objevena u *Thamnophis couchii* (Gemano a Smith, 2010), *Thamnophis elegans*, *Thamnophis marcianus* (Reynolds et al., 2012), *Crotalus horridus*, *Crotalus unicolor*, *Nerodia sipedon* (Skalka a Voženílek, 1986 podle Gemano a Smith, 2010),

Acrochordus javanicus (Magnusson, 1979) a *Acrochordus arafurae* (Dubach et al., 1997 podle Groot et al., 2003). U druhů *Agkistrodon contortrix* a *Agkistrodon piscivorus* byla také poprvé popsána fakultativní partenogeneze v přírodě chycených gravidních samic (Booth et al., 2012).

Jak jsem zmínila výše, z hroznýšovitých hadů byla partenogeneze popsána pouze u jihoamerických kontinentálních druhů. U antilských druhů, kterými se zabývá tato diplomová práce, partenogeneze popsána nebyla, avšak není vyloučeno, že tuto schopnost rozmnožování mají zachovanou vzhledem k evoluční historii a vývinu jihoamerických ostrovních druhů z kontinentálního předka. Tento předpoklad rovněž zesiluje fakt, že se u modelového druhu hroznýšovce kubánského vyskytují i vrhy tvořené pouze samci, avšak genetická analýza u nich zatím nebyla provedena. Z tohoto důvodu nelze potvrdit ani vyvrátit schopnost partenogeneze i u rodu *Chilabothrus*.

2.10 Velikostní sexuální dimorfismus novorozených mláďat

Mnoho druhů hadů se v dospělosti vyznačuje velikostním sexuálním dimorfismem. Velikostně sexuální dimorfismus se nejčastěji týká délky těla, kterou reprezentuje SVL (snout-vent-length – délka těla od začátku hlavy po kloaku), a váhy těla. U některých druhů se vyskytuje dimorfismus ve velikosti (délka či šířka) hlavy. Problematické je určení velikostního dimorfismu délky ocasu (viz dále). Většina samců hadů má delší ocasy než samice. King (1989) se zaměřil na testování tří hlavních hypotéz (1) hypotéza morfologického omezení (angl. Morphological constraint hypothesis), (2) hypotéza reprodukčního výkonu (angl. Reproductive output hypothesis) a (3) hypotéza samčí schopnosti páření (angl. Male mating ability hypothesis). První je z hlediska samce, kdy minimální délka ocasu u samce je dána přítomností hemipenisů a svalů ovládajících hemipenisy. Druhá hypotéza je z hlediska samice, kdy samice by měla mít kratší ocas, protože je přirozenou selekcí tlačena do zvětšování těla a tedy reprodukční kapacity, což souhlasí se závislostí velikosti snůšky či vrhu na velikosti samice (viz. podkapitola 2.7, str. 18). Třetí se týká druhů, kde samci bojují o samice a jejich reprodukční úspěch pozitivně koreluje s velikostí těla (King, 1989; Shine et al., 2000). Je otázkou, do jaké míry je velikostní rozdíl v ocasu uzpůsoben morfologii hemipenisů, a na kolik je výhodný z hlediska kompetice mezi samci o samice. Jak ukázal Shine et al. (2000) u druhu *Thamnophis sirtalis parietalis* mohou mít vliv na velikost samčího ocasu obě hypotézy, tj. hypotéza morfologického omezení i kompetice o páření mezi samci. Obě tyto hypotézy nevylučují ani současné působení hypotézy reprodukčního výkonu u

samic, kde zkracování ocasu může být ve prospěch zvětšování délky těla a tím reprodukčního úspěchu a výkonu.

U některých druhů se pohlaví liší při narození právě jen v délce ocasu (např. *Elaphe obsoleta* – Blouin-Demers a Weatherhead, 2007; *Vipera ursinii* – Tomović et al., 2009). Naopak některé druhy hadů se velikostně sexuálně dimorfní nerodí či nelíhnou (např. *Vipera berus* – Madsen a Shine, 1992b; *Coronella austriaca* – Luiselli et al., 1996; *Liasis fuscus* – Madsen a Shine, 1996; *Crotalus atrox* – Taylor a DeNardo, 2005; *Vipera ursinii ursinii* – Baron et al., 2010b). Jiné druhy hadů velikostně sexuální dimorfismus vykazují již při narození. Samice váhově těžší a s delší SVL než u samců se vyskytují například u druhu *Regina grahami* (Seigel, 1992). Novorozené samice *Acrochordus arafurae* mají větší rozměry hlavy, délku těla i váhu než samci (Houston a Shine, 1994). *Acanthophis praelongus* má rovněž novorozené samice s delší SVL a hlavou a samce s delšími ocasy (Webb et al., 2006). U druhu *Hydrophis cyanocinctus* mají novorozené samice delší SVL a jsou váhově těžší než samci, samci mají naopak delší ocasy (Karthikeyan et al., 2008). Mnohdy zajímavé bývají studie, které porovnávají stejné druhy a ne vždy dojdou ke stejným výsledkům. King et al. (1999) porovnával sexuální dimorfismus u druhů *Nerodia sipedon* a *Thamnophis sirtalis*. U *Thamnophis sirtalis* jsou samci s delší SVL i ocasem než samice. Stejný rozdíl mezi pohlavími vychází i ve studii Krause a Burghardta (2007). Naopak Weatherhead et al. (2006) nenašel signifikantní rozdíl v délce těla mezi pohlavími mláďat. Všechny tři studie se shodnou na větší hlavě samic než samců při narození (King et al., 1999; Weatherhead et al., 2006; Krause a Burghardt, 2007). Krause a Burghardt (2007) rovněž uvádí větší váhu u samic než samců, na rozdíl od studie King et al. (1999), kde tento rozdíl není. Všechny tři studie měly ve velikosti vzorku stovky mláďat, čili rozdílné výsledky mohou být pravděpodobně způsobeny rozdílnými lokalitami odchyty. Při porovnávání výsledků u druhu *Nerodia sipedon*, lze také narazit na určité nesrovnalosti. Podle studie Weatherhead et al. (2006) mají samice u tohoto druhu větší počet břišních šupin a také mají delší hlavu. Rozdíl ve velikosti hlavy však nevychází signifikantně ve studii King et al. (1999), což však může být dáno menším počtem mláďat v této studii. Obě studie se shodnou na delším ocasu u samců a stejné délce těla u samců i samic.

Z literárního přehledu je zřejmé, že nejčastěji zkoumanými druhy šupinatých plazů (Squamata) z hlediska mateřských investic do potomstva jsou druhy ještěřů z čeledi Iguanidae (leguánovití), Scincidae (scinkovití), Lacertidae (ještěřkovití) a hadů z čeledi

Colubridae (užovkovití), Viperidae (zmijovití) a Pythonidae (krajty). Investice do potomstva zahrnuje několik aspektů, na které se jednotlivé studie zaměřují v různé míře. Jsou jimi velikost snůšky či vrhu, velikost jednotlivých mláďat, poměr pohlaví novorozených potomků a přítomnost sexuálního dimorfismu novorozenců. Dále pak kondice a velikost matky a její vliv na velikost snůšky/vrhu a s tím spojený kompromis velikosti mláďat a také studie, jakým způsobem mateřská péče zlepšuje fenotypové vlastnosti potomků. Poměrně málo studií se zabývá například vnitrosnůškovou variabilitou jedné samice (Ford a Seigel, 2006) nebo vlivem počtu otců či páření na počet a životaschopnost potomků (Madsen et al., 2005; Dubey et al., 2009).

3. Cíle práce

Diplomová práce byla koncipována v rámci rozvrhu evoluční a behaviorální ekologie a ekomorfologie. Hlavním modelovým druhem byl hroznýšovec kubánský (*Chilabothrus angulifer*), druh charakteristický značnou velikostí novorozených mláďat a tedy výjimečně velkou mateřskou investicí do jednotlivého potomka.

Cílem bylo analyzovat vztahy zapříčiňující evoluci této vysoké mateřské investice u modelového druhu. K tomu bylo především třeba popsat variabilitu velikosti potomků a vyšetřit její důsledky pro zdatnost potomků a vztahy k velikosti matky a její investici.

Pro účely mezidruhového srovnání s hroznýšovcem kubánským byly do diplomové práce zařazeny druhy hroznýš Dumerilův (*Acrantophis dumerili*), hroznýšovec jamajský (*Chilabothrus subflavus*), hroznýšovec bahamský (*Chilabothrus striatus*) a hroznýšovec portorický (*Chilabothrus inornatus*), z nichž tři posledně jmenované mají naopak zvlášť malou velikost novorozených mláďat. Hroznýš Dumerilův, druh sice rodu *Chilabothrus* nepříliš příbuzný, ale sdílející s hroznýšovcem kubánským některé prvky ekologické strategie poslouží i pro srovnání dalších parametrů životní historie.

3.1 Dílčí hypotézy a otázky

- Hypotéza: Rozhodnutí se v dané sezóně rozmnožovat je v souladu s „Capital breeder“ strategií (Drent a Daan, 1980 podle Naulleau a Bonnet, 1996; Jönsson, 1997), tzn., že je určeno množstvím tělesných rezerv, což je podpořeno empirickými výsledky u jiných druhů hadů (Brown, 1991; Madsen a Shine, 1993; Naulleau a Bonnet, 1996; Chiaraviglio a Bertona, 2007).

Otázka: Jaká je účast dospělých samic v reprodukci? Je rozhodnutí rozmnožit se ovlivněno délkou těla, hmotností a/nebo kondicí samice? Pokud ano, jsou samice, které porodí živá mláďata na tom velikostně či kondičně lépe než samice, která porodí mrtvá mláďata či neoplozená vejce?

- Hypotéza: Rozhodování samic o velikosti a počtu mláďat je v souladu s predikcemi dílčí velikosti vejce (angl. Fractional egg size hypothesis; Ricklefs, 1968). Tj. je-li to možné (u samic velkých či v dobré kondici) zvětšuje matka spíše velikost než počet potomků. V souladu s tou hypotézou by bylo například zjištění statistické závislosti mezi délkou těla či kondicí matky a velikostí mláďat.

Otázka: Má vliv velikost těla a kondice samice na velikost vrhu a počet živě narozených potomků?

- Hypotéza: Velikost novorozených mláďat určuje limitace celkové mateřské investice prostřednictvím kompromisu mezi velikostí a počtem mláďat.
Otázka: Ovlivňuje velikost vrhu a počet živě narozených mláďat průměrnou délku a váhu narozeného jedince?
- Hypotéza: Poměr pohlaví potomků je v populačním průměru vyrovnaný v souladu s Fisherovou hypotézou (Fisher, 1930 podle Nováková et al., 2010).
Otázka: Je poměr pohlaví živě narozených mláďat vyrovnaný?
- Hypotéza: Vysoká mateřská investice a rozdíly ve zdatnosti synů a dcer vedou k mateřské manipulaci sekundárním poměrem pohlaví v závislosti na vlastnostech matky.
Otázka: Je pozorovaný sekundární poměr pohlaví vysvětlitelný modely zahrnujícími velikost, stáří či kondici matky?
- Hypotéza: Odchyly od vyrovnaného poměru investic do synů a dcer jsou v souladu s Trivers-Willardovou hypotézou (1973), tj. nákladnější pohlaví s větší variabilitou ve fitness je produkováno samicemi v lepší kondici.
Otázka: Liší se velikost novorozených mláďat samčího a samičího pohlaví?
- Hypotéza: V souladu s hypotézou lokální kompetice o zdroje (angl. Local resource competition; Clark, 1978 podle Nováková et al., 2010) se mladší resp. menší samice snaží produkovat spíše syny než dcery, neboť samci jsou pravděpodobně méně filopatričtí a mají menší roční spotřebu potravy než samice – tedy s matkou budou méně konkurovat.
Otázka: Roste či klesá poměr samců ve vrhu s velikostí resp. stářím samice?
- Hypotéza: Zdatnost mláďat roste strmě s jejich velikostí při narození a tato závislost se na růstu a pravděpodobnosti dožití dospělosti projeví i v laboratorních podmínkách, kde je vyloučen vliv predace.
Otázka: Zvyšuje se pravděpodobnost přežití mláděte na základě jeho velikosti při porodu? Jaká je pravděpodobnost přežití jedince od narození do stáří 6 měsíců, jednoho roku a čtyř let?

- Hypotéza: Negativní vztah mezi velikostí novorozeného mláděte a pravděpodobností přežití se projeví i v mezidruhovém srovnání.

Otázka: Je mortalita u druhů rodu *Chilabothrus* s extrémními velikostmi novorozených mláďat nápadně odlišná? Jak dopadne srovnání s jiným ostrovním hroznýšem rodícím relativně velká mláďata (*Acrantophis dumerili*)?

4. Metody

Diplomová práce zahrnuje údaje získané od ledna 2004 až do července 2014. Sběru dat jsem se účastnila od roku 2011. Nashromážděná data obsahují informace o velikosti mlád'at, jejich růstu a době dožití a také údaje o příslušných rodičích. Velikost datového souboru u jednotlivých zkoumaných druhů ukazuje Tab. 1., kde je počet mlád'at, počet vrhů a počet samic, které vrhy porodily.

Tab. 1: Počet mlád'at, vrhů a matek v jednotlivých druzích hroznýšovitých hadů za 10 let studie.

druh	počet mlád'at	počet vrhů	počet samic matek
<i>Chilabothrus angulifer</i>	318	69	47
<i>Acrantophis dumerili</i>	91	12	7
<i>Chilabothrus striatus</i>	35	1	1
<i>Chilabothrus subflavus</i>	55	2	2
<i>Chilabothrus inornatus</i>	19	1	1

4.1 Metodika získávání dat o narozených mlád'atech

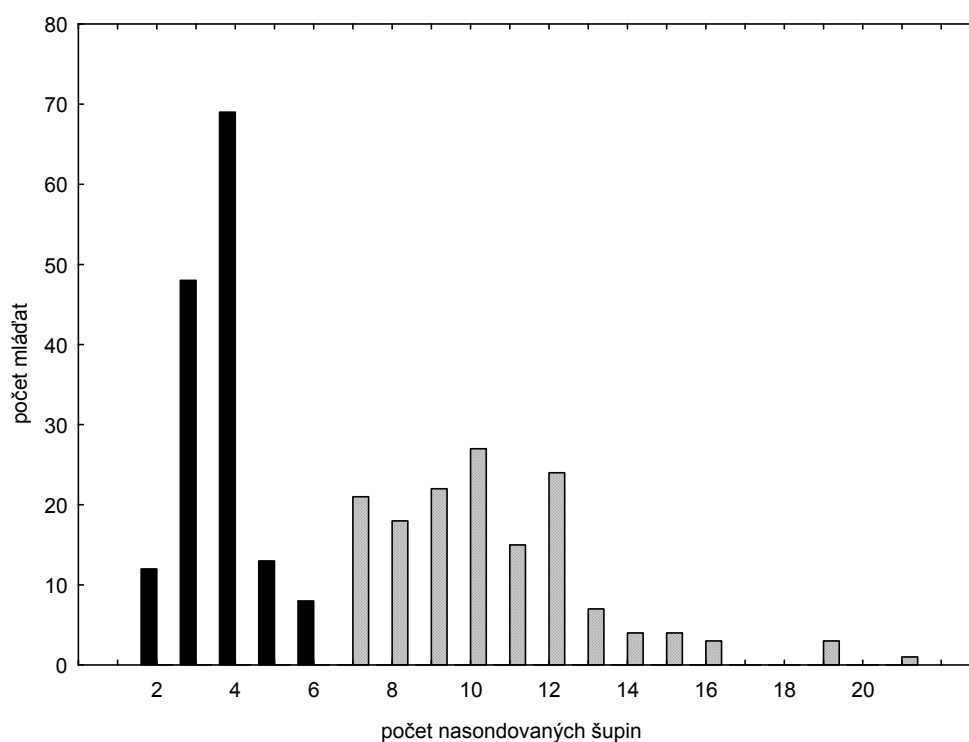
Mlád'ata těsně po narození (max. 2 dny stará) byla zvážena na digitální váze (RADWAG WTB 3000, max. 3 kg s přesností 0,01g; MonoBloc PB3002-S, max. 3,1 kg s přesností 0,01g) a dána jednotlivě do plastových krabiček o rozměrech 16 x 16 x 10 cm (šířka x výška x hloubka). Z důvodu snadnějšího udržování hygieny byla každá krabička vystlána novinovým papírem. Noviny byly skládány tak, aby mládě mohlo vždy využít jednu ze stran jako úkryt. Voda byla mlád'atům poskytována *ad libitum*. Krabičky s mlád'aty byly umístěny na topném kabelu, který vedl do termostatu nastaveného na 27 – 28 °C.

Pro získání délky těla mláděte byla jedincům naskenována celá spodní (ventrální) část těla, a to zpravidla krátce po prvním svlečení. Ze skenů mlád'at byly spočítány břišní (ventralia) a podocasní (subkaudalia) šupiny a také byla měřena délka těla (SVL) a délka ocasu pomocí programu UTHSCSA Image Tool for Windows (verze 3.00). Obrázek daného jedince byl vždy kalibrován pomocí milimetrového papíru, jenž byl přilepen na sklo skeneru (měřeno s přesností na 0,01 mm).

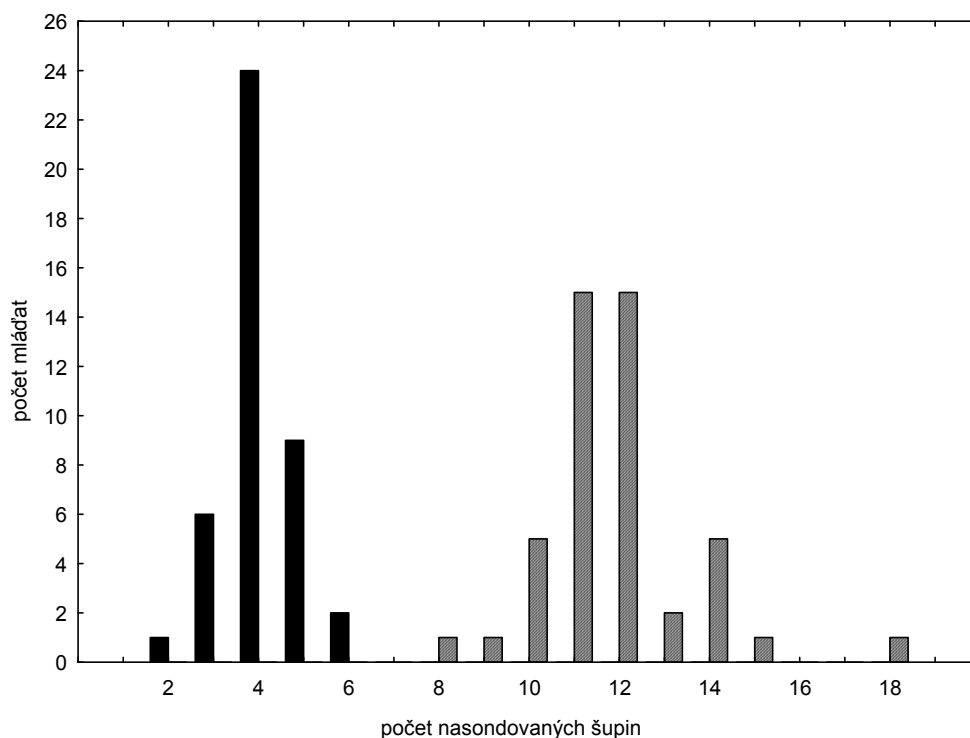
Dále byly při skenování ručně změřeny rozměry hlavy (délka čelisti a délka mezi očima) pomocí digitální šuplery (INOX IP54, max. 125 mm s přesností 0,01 mm).

Mládě bylo také znovu zváženo na digitální váze, dále v textu uváděné jako váha při skenování. Pro stanovení rychlosti růstu byl daný jedinec každý následující rok znovu naskenován, změřen a zvážen.

Pohlaví mláděte bylo určováno pomocí sondy (ocelová tyčinka s tupým koncem, která se zasune do kloaky směrem ke konci ocasu a pomocí níž se zjišťuje přítomnost hemipenisů). U samic pronikla sonda maximálně do počtu 6 podocasních šupin, u samců pak nad 7 podocasních šupin. Rozsah nasondovaných podocasních šupin u samic a samců hroznýšovce kubánského jsou na Obr. 1 a hroznýše Dumerilova na Obr. 2.



Obr. 1: Rozsah nasondovaných podocasních šupin u hroznýšovce kubánského. Samice (plné sloupce), samci (čerchované sloupce).



Obr. 2: Rozsah nasondovaných podcasných šupin u hroznýše Dumerilova. Samice (plné sloupce), samci (čerchované sloupce).

Pro analýzu přežívání mláďat byla stanovena tři časová rozmezí pravděpodobnosti dožití, a to 6 měsíců, jeden rok a čtyři roky. Tyto mezníky rozhodují o přežití mláděte a vycházejí ze zkušenosti, kdy: (1) mláďata se zjevnou vývojovou vadou či extrémně nízkou porodní váhou zpravidla nepřežívají prvních 6 měsíců života; (2) mláďata, která nepřijímají pravidelně potravu nebo mají skryté tělesné vady, zpravidla uhynou do jednoho roku, a (3) mortalita stoupá v období pohlavního dospívání, tedy ve stáří okolo čtyř let.

4.2 Metodika získávání dat o dospělých jedincích

Dospělá zvířata (6 a více let) byla ubytována po dvou, po pěti či po šesti jedincích s ohledem na jejich velikost. Páry byly chovány v teráriích o rozměrech 77 x 47 x 53 cm (šířka x výška x hloubka). Skupiny po pěti či po šesti jedincích byly ubytovány ve velkých teráriích s rozměry 130 x 120 x 100 cm, kde police a přidané větve zvětšovaly celkovou plochu terária.

Skupiny pěti či šesti hadů obsahovaly dva, tři či čtyři samce. Zvířata spolu žila trvale po celý rok. Gravidní samice nebyly oddělovány od skupiny do samostatného terária, aby se zamezilo stresovým podmínkám z manipulace a z neznámého prostředí.

V teráriích nedocházelo k žádnému agresivnímu chování vůči gravidní samici (osobní pozorování Šimková a Vejvodová).

Podestýlku terárií tvořila mulčovací kůra. Průměrná teplota v místnostech se pohybovala okolo 26 – 27 °C. V každém teráriu bylo navíc lokální vytápění topnými kameny. Hadi tedy měli možnost vyhřívat se více např. po krmení či při graviditě. Voda byla dostupná *ad libitum*.

Velkým hadům, které již nebylo možné skenovat, byla fotografována spodní část těla na skleněné tabuli. Podobně jako u mláďat byly u dospělých hadů měřeny z fotografií SVL a délka ocasu a počítány břišní a podocasní šupiny, opět pomocí programu UTHSCSA Image Tool for Windows (verze 3.00). Pro kalibraci byl rovněž použit milimetrový papír (měřeno s přesností na 0,01 mm) vždy přilepený na skle v blízkosti jedince. Rovněž byly ručně měřeny rozměry hlavy (délka čelisti a délka mezi očima) pomocí digitální šuplery (INOX IP54, max. 125 mm s přesností 0,01 mm). Jedinci před reprodukční sezónou a gravidní samice také po porodu byli váženi na digitální váze (SNOWREX NHV-06, max. 6 kg s přesností 0,2 g) či závěsné váze (CORMORAN, max. 25 kg s přesností 0,01 kg).

4.3 Metody statistického vyhodnocení

Tvorba grafických znázornění, frekvenčních tabulek, tabulek se základními popisnými statistikami, výpočty Pearsonova korelačního koeficientu, parciální korelace, analýza získaných dat v podprogramu označeném jako GLZ (z hlediska níže použité terminologie jde o GLM) a analýza kovariance (ANCOVA: „Homogeneity of slopes“) probíhaly v programu STATISTICA 6.0. V programu R (verze 3.0.0) byla analyzována získaná data různými modely od lineárních (LM) přes zobecněné lineární (GLM), marginální (např. funkce GLS balíčku nlme nebo GEEGLM balíčku geepack) až po plné GLMM (funkce lme, balíčku nlme). Volby modelů a výpočty byly provedeny podle knih autorů Pekár a Brabec (2009, 2012), dle níž je používána i terminologie pro zmíněné modely.

Vysvětlujícími proměnnými byly délka těla, staří, váha a kondice samice vypočtená jako reziduál závislosti ln (hmotnosti) od ln (SVL) samice. Dalšími vysvětlujícími proměnnými byla velikost vrhu, počet živě narozených mláďat, pohlaví a velikost narozeného mláděte.

Vysvětlovanými proměnnými byly přítomnost gravidity u dospělých samic, velikost porozeného vrhu, počet živě narozených mláďat, poměr pohlaví a velikostní parametry narozeného mláděte (délka těla, tj. SVL, délka ocasu, délka hlavy, váha, počet břišních a podocasních šupin), jeho růst a věk dožití.

Data měla normální rozdělení, avšak v některých případech byly použité proměnné transformovány přirozeným logaritmem (blíže uvedeno u konkrétních výpočtů). Mezi binomické závislé proměnné patřily přítomnost gravidity, sekundární poměr pohlaví a věk dožití.

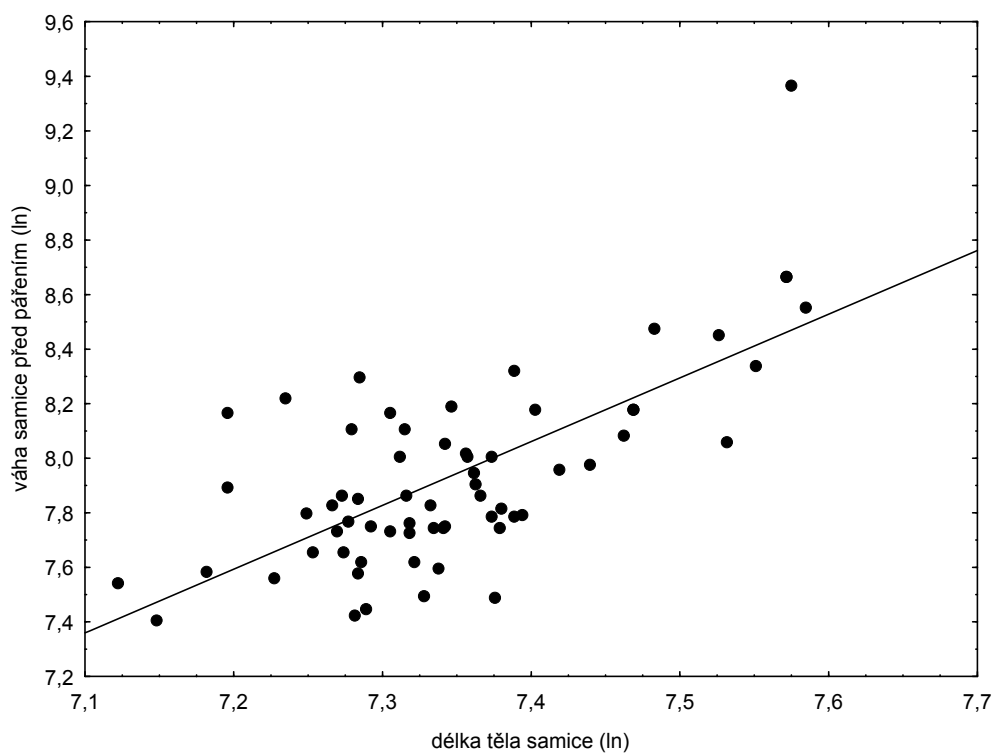
5. Výsledky

5.1 Hroznýšovec kubánský (*Chilabothrus angulifer*)

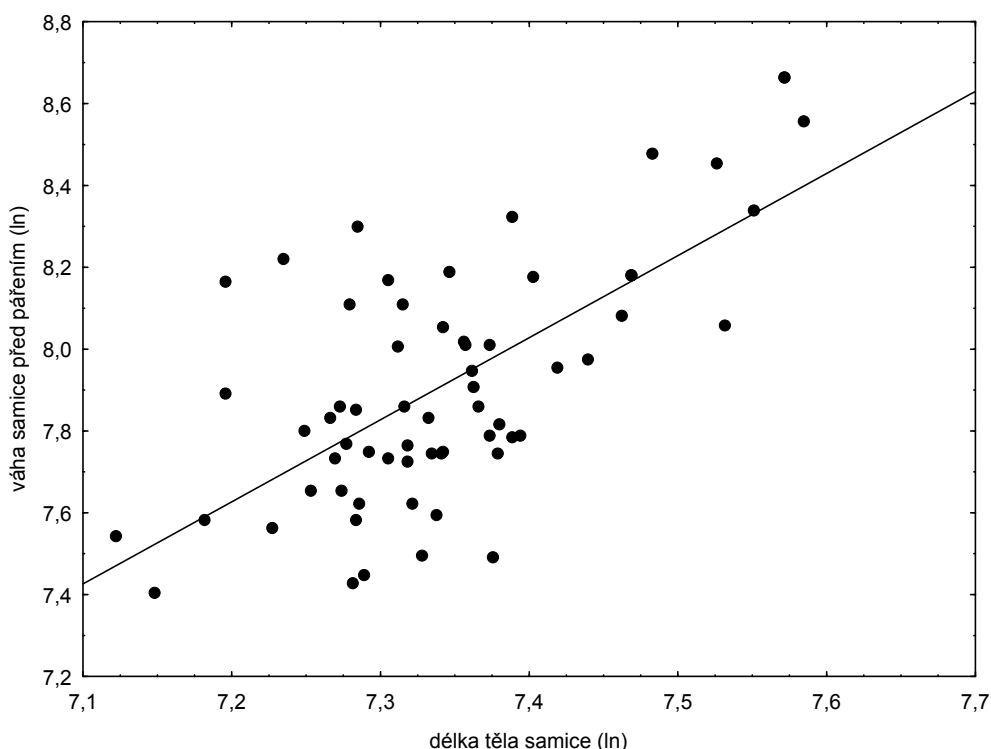
5.1.1 Účast dospělých samic v reprodukci

Po dobu dvou reprodukčních sezón (2012, 2013) byl sledován podíl gravidních samic na celkovém počtu dospělých samic v daném roce. Celkem bylo zanalyzováno 64 údajů o samicích ve stáří 6 – 27 let a chovaných v dané sezóně v přítomnosti jednoho či více samců (počty dále uváděné jako n jsou pseudoreplikacemi, protože jedné samice se může týkat více údajů). Přibližně v polovině případů ($n = 34$) byla zaznamenána zjevná gravidita ukončená porodem živých mláďat ($n = 23$) či pouze mrtvých mláďat ($n = 1$) a neoplozených vajíček ($n = 10$). Ve zbylých 30 případech nebyla gravidita prokázána.

Váha samice před pářením pozitivně koreluje s délkou těla samice ($r = 0,6931$; $p < 0,0001$; Obr. 3). Tato závislost je ještě těsnější po odstranění odlehle hodnoty, kterou představovala největší, ale dlouhodobě se nemnožící samice ($r = 0,6685$; $p < 0,0001$; Obr. 4). Po korekci směrnic těchto alometrických přímků z OLS (Ordinary Least Square) na RMA (Reduced Major Axis) regresi získáváme hodnoty 3,372 a 3,001 odpovídající izometrickému respektive mírně hyper-alometrickému vztahu.

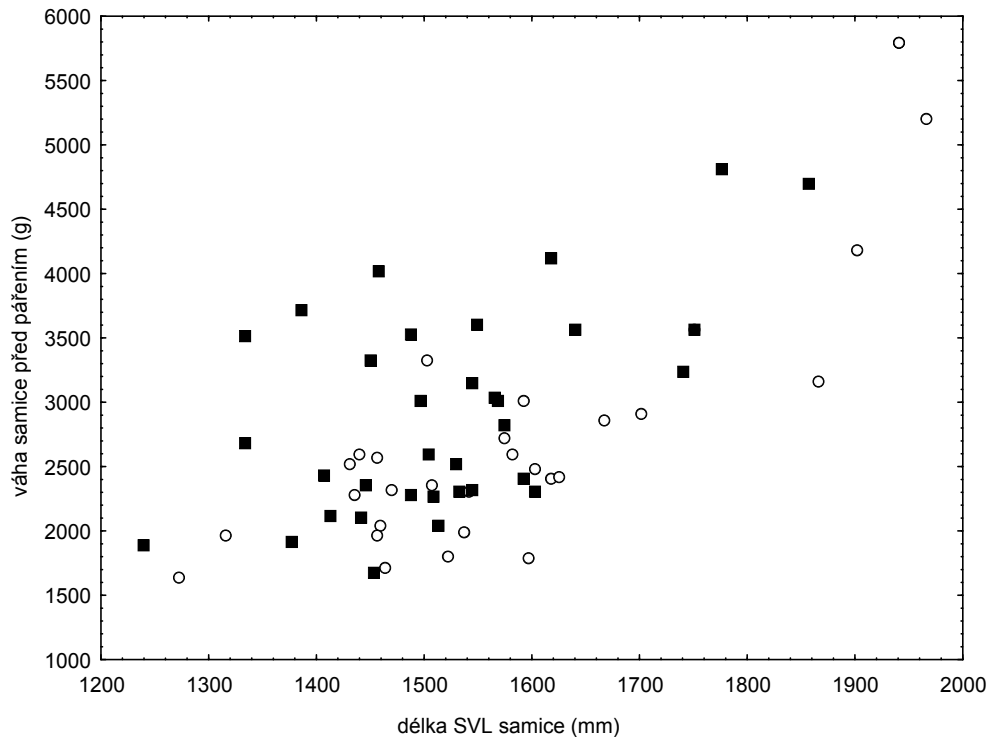


Obr. 3: *Váha před pářením pozitivně koreluje s délkou těla samice u hroznýšovce kubánského (SVL (ln):váha před pářením (ln): $r = 0,6931$; $p < 0,0001$; $y = - 9,23291244 + 2,33698193*x$).
Váha a délka těla samice byly transformovány přirozeným logaritmem.*



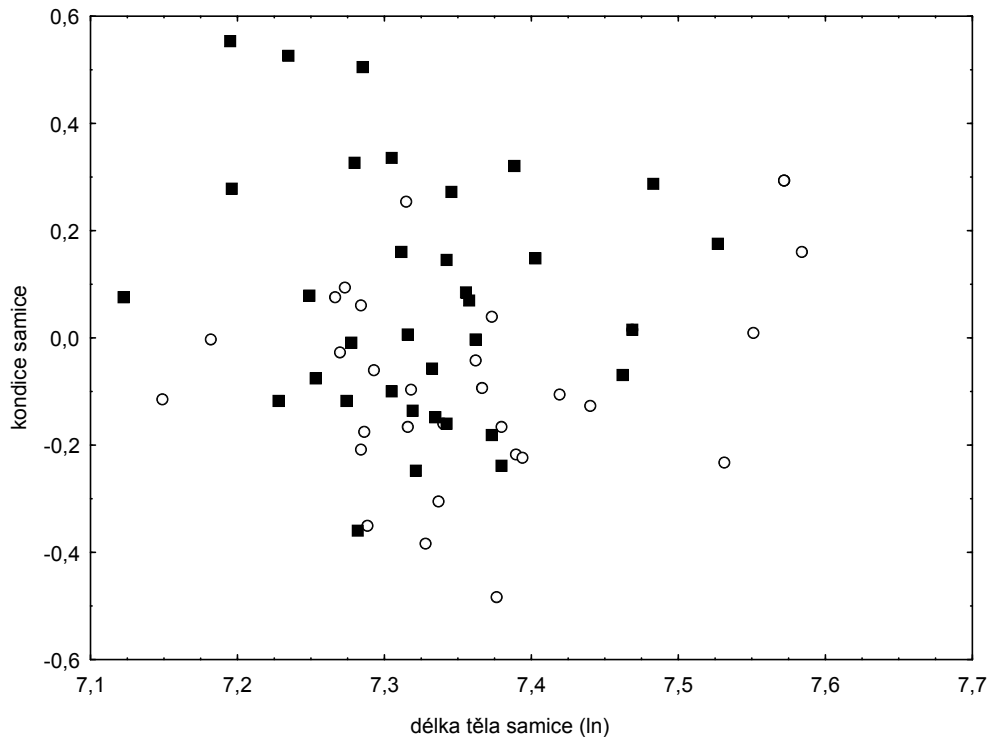
Obr. 4: *Váha před pářením pozitivně koreluje s délkou těla samice hroznýšovce kubánského i po odstranění odlehle hodnoty, kterou představovala největší, ale dlouhodobě se nemnožící samice (SVL (ln):váha před pářením (ln): $r = 0,6685$; $p < 0,0001$; $y = -6,81685885 + 2,00604608 \cdot x$). Váha a délka těla samice byly transformovány přirozeným logaritmem.*

Následující dílčí analýzy jsou redundantní ve vztahu k výsledkům GEEGLM uvedených níže a představují alternativu vnímající váhu samice před pářením jako proměnnou závislou (takový pohled je možný, ale přikláním se spíše k přístupu použitým v GEEGLM, kde je proměnnou nezávislou). V době před pářením byla váha těch samic, které později porodily (ať již živá, mrtvá mláďata či neoplozená vejce), vyšší než těch, které neprodily ($F = 7,67$; $p = 0,0074$), délka těla samice byla do tohoto lineárního modelu zahrnuta jako kovariáta ($F = 61,90$; $p < 0,0001$). Z Obr. 5 je patrné, že téměř všechny samice vážící nad 3 kilogramy se v dané sezóně rozmnoží, avšak případy, kdy se samice v dané sezóně nerozmnoží, jsou nápadně časté u nejtěžších a nejdelších samic. Obdobná analýza zahrnující jen samice, které v dané sezóně porodily, neprokázala váhový rozdíl mezi samicemi, které porodily živá mláďata, a těmi, které porodily jen mrtvá mláďata a/nebo neoplozená vejce ($F = 0,05$; $p = 0,8199$; Obr. viz Příloha, Obr. 1).



Obr. 5: *Váha samic hroznýšovce kubánského, které v dané sezóně porodily živá, mrtvá mláďata či neoplozená vejce, byla vyšší než těch, které se nerozmnožily ($F = 7,67$; $p = 0,0074$). Je patrné, že téměř všechny samice vážící nad 3 kilogramy se v dané sezóně rozmnoží, avšak případy, kdy se samice v dané sezóně nerozmnoží, jsou nápadně časté u nejtěžších a nejdelších samic. ○ nemnožící se, ■ množící se.*

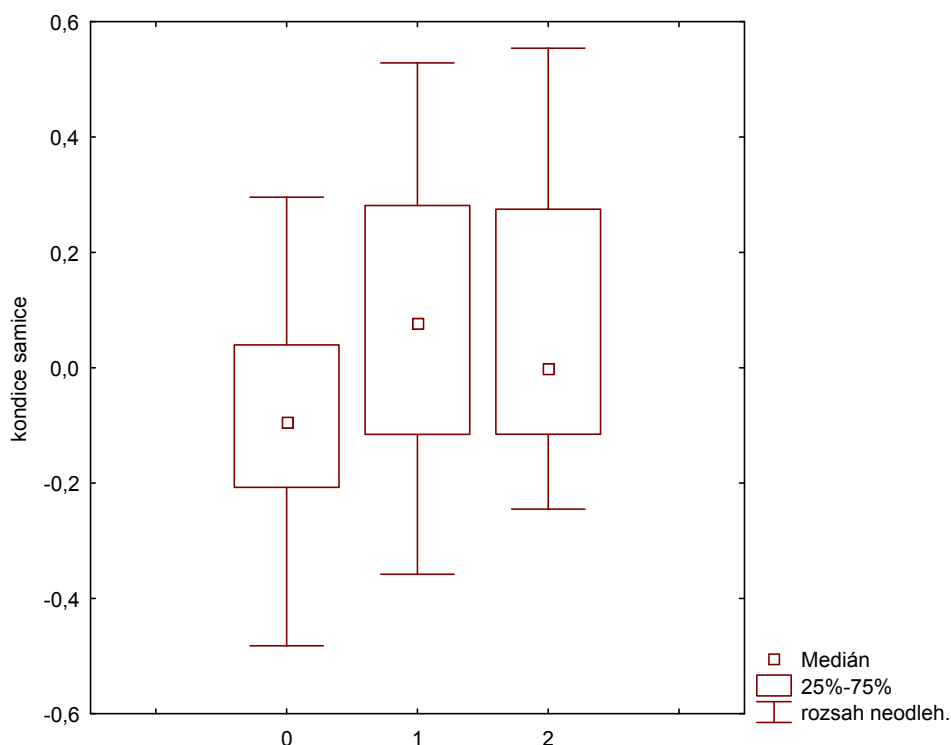
Vyšetřována byla závislost přítomnosti gravidity (závislá binomická proměnná) na délce těla (SVL) a tělesné kondici samice (vypočtené jako reziduál závislosti $\ln(\text{hmotnost})$ od $\ln(\text{SVL})$ samice). Model (GEEGLM zahrnující identitu samice jako náhodný faktor) prokázal signifikantní vliv kondice (anova: $\chi^2 = 8,97$; $P = 0,0027$; intercept = 38,398; koeficient = 3,816; Obr. 6) a marginální vliv délky těla (anova: $\chi^2 = 2,96$; $P = 0,0853$; koeficient = - 5,209).



Obr. 6: U hroznýšovce kubánského má kondice (vypočtená jako reziduál závislosti \ln (hmotnost) od \ln (SVL) samice) průkazný vliv na zabřeznutí samice. Model (GEEGLM): anova: $\chi^2 = 8,97$; $P = 0,0027$; intercept = 38,298; koeficient = 3,816. ○ nemnožící se, ■ množící se.

Vzhledem k signifikantnímu vlivu kondice na přítomnost gravidity, byla rovněž vyšetřována závislost porodu živých mláďat a porodu neoplozených vajíček (závislá binomická proměnná) na délce těla (SVL) a tělesné kondici samice (vypočtené jako reziduál závislosti \ln (hmotnost) od \ln (SVL) samice). Model (GEEGLM) neprokázal signifikantní vliv kondice (anova: $\chi^2 = 0,05$; $P = 0,8263$; intercept = - 4,825; koeficient = 0,401; Obr. viz Příloha, Obr. 2), ani délky SVL samice (anova: $\chi^2 = 0,04$; $P = 0,8424$; koeficient = 0,756).

Samice, které zabřeznou, se tedy průkazně liší ve váze a kondici vůči samicím, které nezabřeznou. Avšak samice, která porodí živá mláďata, není signifikantně v lepší kondici než samice, která nakonec porodí mrtvá mláďata či neoplozená vejce (Obr. 7).

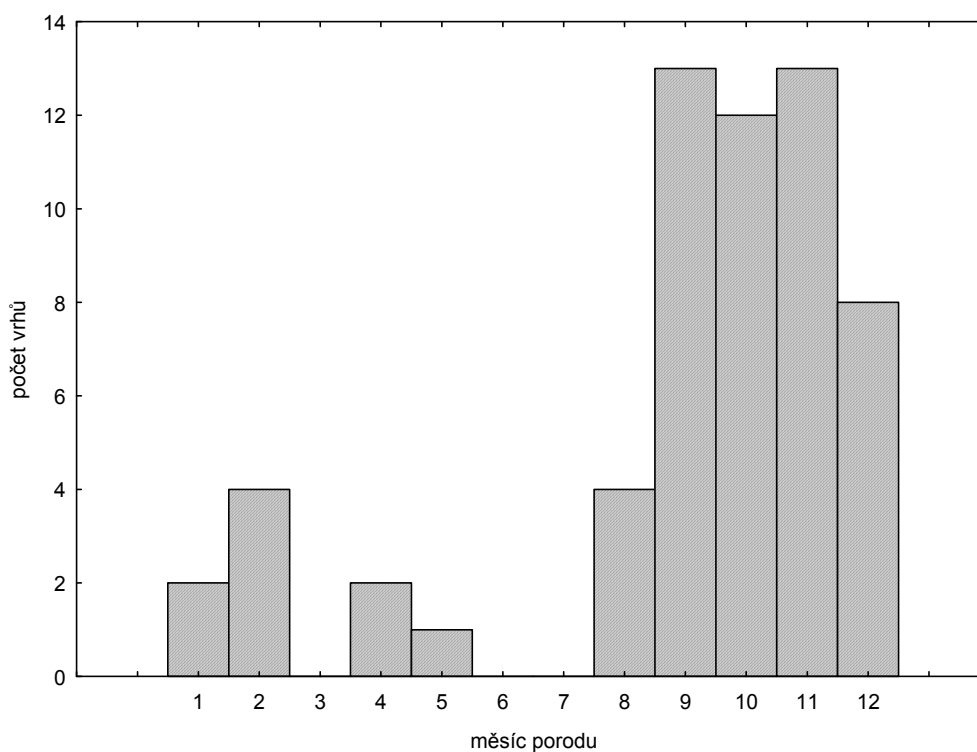


Obr. 7: Mediány, kvartily a rozsah neodlehých hodnot pro kondici samic před pářením u hroznýšovce kubánského. 0: samice, které nezabřezly, 1: samice, které porodily živá mláďata, 2: samice, které porodily pouze mrtvá mláďata a/nebo neoplozená vejce.

5.1.2 Velikost vrhu a faktory ji ovlivňující

Datový soubor zahrnuje 82 vrhů od 59 samic hroznýšovce kubánského, které byly zaznamenány u studované populace za období 10 let (2004 – 2014). Z tohoto počtu 14 vrhů obsahovalo pouze mrtvá mláďata ($n = 2$) nebo neoplozená vejce ($n = 12$). Pro účely zkoumání vlivu samic na velikost vrhu byly uvažovány pouze vrhy obsahující minimálně jedno živě narozené mládě, pro které byly k dispozici potřebné údaje o matce ($n = 59$ vrhů od 40 samic).

Samice nejčastěji rodily od září do listopadu (Obr. 8) průměrně 4 – 5 živých mláďat (Tab. 2.). Přehled vrhů s počty živých i mrtvých mláďat a neoplozených vajec viz Příloha Tab. 1.

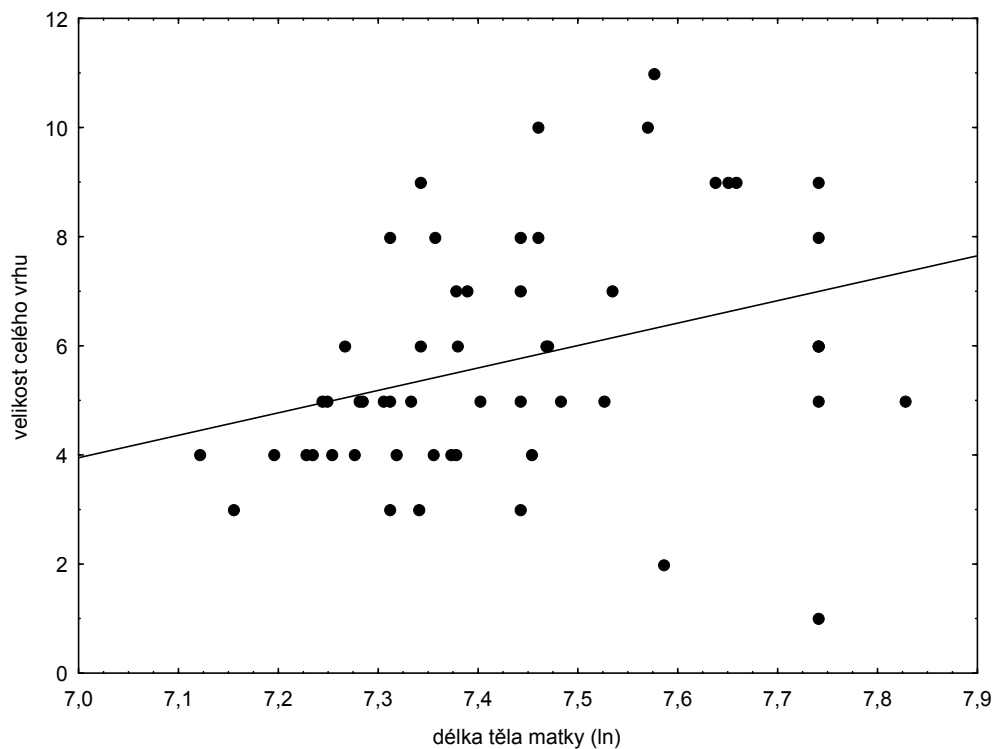


Obr. 8: Početnost porodů v průběhu roku u hroznýšovce kubánského.

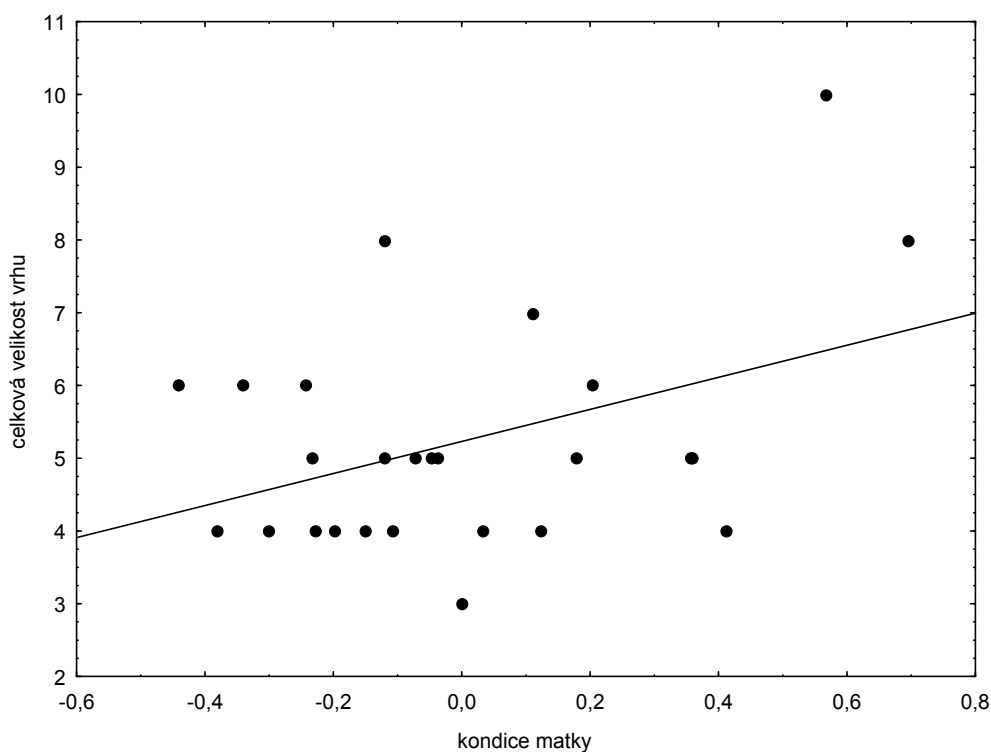
Tab. 2: Tabulka četnosti celkové velikosti vrhu a počtu živě narozených mláďat hroznýšovce kubánského.

velikost vrhu	celková		živá mláďata			
	absolutní četnost vrhů	relativní četnost vrhů (%)	absolutní četnost vrhů	relativní četnost vrhů (%)	absolutní četnost mláďat	relativní četnost mláďat (%)
1	1	1,69	5	8,47	5	1,64
2	2	3,39	3	5,08	6	1,97
3	4	6,78	5	8,47	15	4,93
4	11	18,64	13	22,03	52	17,11
5	13	22,03	11	18,64	55	18,09
6	9	15,25	7	11,86	42	13,82
7	4	6,78	4	6,78	28	9,21
8	5	8,47	3	5,08	24	7,89
9	5	8,47	5	8,47	45	14,80
10	3	5,08	1	1,69	10	3,29
11	2	3,39	2	3,39	22	7,24
součet	59	100,00	59	100,00	304	100,00

Velikost celého vrhu včetně neoplozených vajec a mrtvých mláďat pozitivně koreluje s délkou těla ($r = 0,5553$; $p = 0,0030$) a s kondicí matky ($r = 0,4087$; $p = 0,0380$). Lineární model zahrnující oba prediktory vysvětluje 43 % variability ve velikosti vrhu: délka těla ($F = 13,52$; $p = 0,0012$; koeficient: 9,643; SE: 2,62; Obr. 9) a kondice matky ($F = 7,32$; $p = 0,0126$; koeficient: 2,203; SE: 0,81; Obr. 10). V případě počtu živě narozených mláďat však tyto vztahy průkazné nejsou (délka těla matky: $r = 0,2595$; $p = 0,2000$; kondice matky: $r = 0,1989$; $p = 0,3300$).



Obr. 9: Závislost celkové velikosti vrhu včetně mrtvých mláďat a neoplozených vajec na délce SVL matky u hroznýšovce kubánského (lineární model: $F = 13,52$; $p = 0,0012$; koeficient: 9,643; SE: 2,62). Přímka proložená metodou nejmenších čtverců naznačuje pozitivní vztah mezi vynesnými veličinami, jsem si však vědoma toho, že rozložení bodů nepotvrzuje ani linearitu ani těsnost tohoto vztahu. Proložená přímka spíše slouží čtenáři k ilustraci tohoto vztahu.



Obr. 10: Závislost celkové velikosti vrhu včetně mrtvých mláďat a neoplozených vajec na kondici matky u hroznýšovce kubánského (lineární model: $F = 7,32$; $p = 0,0126$; koeficient: 2,203; SE: 0,81). Přímka proložená metodou nejmenších čtverců naznačuje pozitivní vztah mezi vnesenými veličinami, jsem si však vědoma toho, že rozložení bodů nepotvrzuje ani linearitu ani těsnost tohoto vztahu. Proložená přímka spíše slouží čtenáři k ilustraci tohoto vztahu.

5.1.3 Velikost novorozených mláďat

K vyšetření vzájemných vztahů mezi velikostí mláďat, jejich matky a příslušného vrhu byly použity Pearsonovy korelační koeficienty (Tab. 3; $n = 59$ vrhů od 40 samic). Parciální korelace posloužila pro odstranění té komponenty korelace mezi dvěma proměnnými, která je zprostředkována třetí proměnnou (Tab. 4).

Tab. 3: Pearsonovy korelační koeficienty mezi vybranými veličinami u hroznýšovce kubánského. Hvězdičkou značí signifikanci korelace ($p < 0,0500$).

	délka těla matky	velikost vrhu	počet živě naroz. ml.	prům. SVL mláděte
délka těla matky	1,00	0,36*	0,52*	0,49*
velikost vrhu	0,36*	1,00	0,20	0,44*
počet živě naroz. ml.	0,52*	0,20	1,00	0,83*
prům. SVL mláděte	0,49*	0,44*	0,83*	1,00

Tab. 4: Parciální korelace mezi vybranými veličinami u hroznýšovce kubánského. Hvězdička značí signifikanci korelace ($p < 0,0500$).

Veličina 1	Veličina 2	Odstraněn vliv	r	p
SVL matky	SVL mládě	velikost vrhu	0,3002	0,0430*
SVL matky	SVL mládě	počet živě narozených	0,1799	0,2310
SVL matky	velikost vrhu	SVL mládě	0,4859	0,0010*
SVL matky	počet živě narozených	SVL mládě	0,3942	0,0070*
velikost vrhu	SVL mládě	SVL matky	0,0223	0,8830
počet živě narozených	SVL mládě	SVL matky	0,3275	0,0260*

Průměrná váha novorozeného mláděte v daném vrhu není průkazně korelována s délkou těla matky ($r = 0,2184$; $p = 0,3290$), kondicí matky ($r = 0,1282$; $p = 0,5700$), velikostí vrhu ($r = -0,0676$; $p = 0,7650$) a počtem živě narozených mláďat ($r = -0,1856$; $p = 0,4080$).

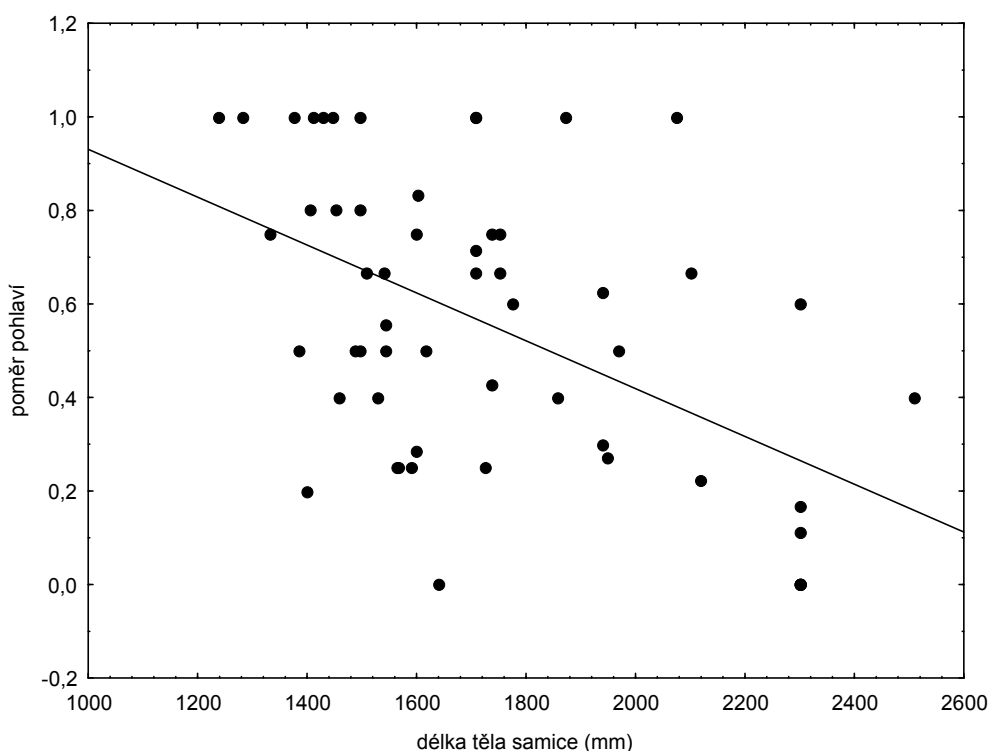
Model (GLMM zahrnující identitu matky a identitu vrhu jako náhodné faktory) prokázal průkazný vliv délky těla matky na délku těla mláděte (anova: $F = 8,19$; $p = 0,0133$; intercept = 468,341; koeficient = 0,048) a neprůkazný vliv na váhu novorozeného mláděte (anova: $F = 0,25$; $p = 0,6656$; intercept = 149,029; koeficient = 0,006).

5.1.4 Sekundární poměr pohlaví

Datový soubor pro analýzu sekundárního poměru pohlaví obsahoval 56 vrhů od 39 samic. Zahrnuty byly pouze vrhy se známým pohlavím živě narozených mláďat ($n = 279$ mláďat). Z tohoto počtu mláďat bylo 143 samců a 136 samic. Přehled počtu živě narozených synů a dcer v jednotlivých vrzích viz Příloha Tab. 2 a náležití jednotlivým matkám viz Příloha Tab. 3.

K vyšetření vlivu délky těla, kondice a věku matky, velikosti vrhu a počtu živě narozených mláďat na sekundární poměr pohlaví (binomická závislá proměnná) bylo použito GEEGLM.

Průkazný vliv na sekundární poměr pohlaví měla pouze délka těla matky (anova: $\chi^2 = 12,77$; $P = 0,0004$; intercept = 5,364; koeficient = - 0,0028). Ze záporné hodnoty koeficientu lze dovodit, že menší matky rodí častěji syny než matky větší (Obr. 11).



Obr. 11: Délka těla matky má průkazný vliv na sekundární poměr pohlaví u hroznýšovce kubánského (anova: $\chi^2 = 12,77$; $P = 0,0004$; intercept = 5,364; koeficient = - 0,0028). Přímka proložená metodou nejmenších čtverců naznačuje pozitivní vztah mezi vynesnými veličinami, jsem si však vědoma toho, že rozložení bodů nepotvrzuje ani linearitu ani těsnost tohoto vztahu. Proložená přímka spíše slouží čtenáři k ilustraci tohoto vztahu.

5.1.5 Pohlavní dvojtvárnost velikosti mláďat

Datový soubor pro analýzu výskytu velikostně sexuálního dimorfismu živě narozených mláďat hroznýšovce kubánského činil 270 mláďat (145 samců a 125 samic) z 56 vrhů.

Základní popisné statistiky délky těla, délky ocasu, váhy při narození, váhy při skenování, počtů břišních šupin (ventralií), počtů podocasních šupin (subkaudalií), délky mezi očima a délky čelisti rozdělené podle pohlaví mláďat jsou uvedeny v Tab. 5.

Tab. 5: Základní popisné statistiky vybraných veličin dle pohlaví mláďat hroznýšovce kubánského.

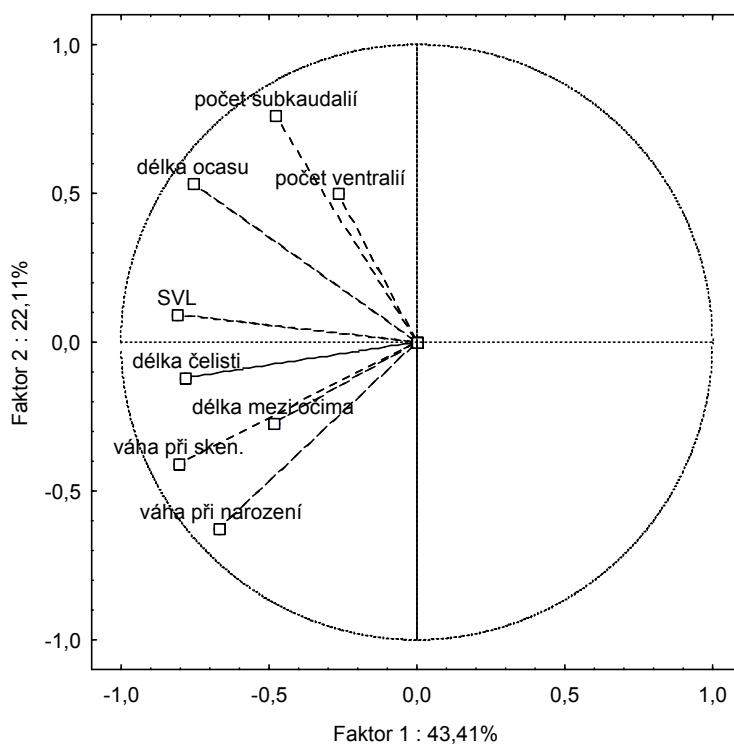
	Pohlaví	N	Průměr	Std. dev.	Min.	Max.	Q25	Medián	Q75
Délka těla (mm)	samice	115	565,75	37,13	473,19	659,17	541,68	566,16	584,36
	samec	128	558,02	43,73	418,83	650,74	530,82	559,78	584,27
Délka ocasu (mm)	samice	115	68,89	7,02	50,47	84,31	65,32	68,26	73,20
	samec	128	65,56	7,88	41,22	81,14	60,26	65,59	71,09
Váha při naroz. (g)	samice	85	157,97	24,99	89,87	224,60	143,58	152,91	172,64
	samec	102	156,43	22,82	102,50	232,53	142,33	154,56	171,42
Váha při sken. (g)	samice	120	149,70	22,90	87,13	199,52	134,53	147,95	166,14
	samec	130	150,56	24,71	46,31	227,41	135,48	149,16	165,32
Počet ventralií	samice	125	283,36	5,68	264	296	281	284	287
	samec	145	283,44	4,95	266	295	281	284	286
Počet subkaudalií	samice	125	49,95	4,42	31	59	48	50	52
	samec	145	48,70	4,28	28	55	47	50	51
Délka mezi očima (mm)	samice	120	11,59	0,57	9,97	12,89	11,15	11,67	11,97
	samec	130	11,54	0,46	10,25	12,71	11,23	11,54	11,89
Délka čelisti (mm)	samice	120	29,08	1,32	25,66	32,54	28,24	28,98	29,90
	samec	130	29,04	1,42	25,65	32,73	28,02	28,79	29,97

K vyšetření přítomnosti pohlavní dvojtvárnosti mláďat byl použit model (GLMM zahrnující identitu vrhu jako náhodný faktor), jehož výstupy (anova: F, p; intercepty; koeficienty a SE) jsou uvedeny v Tab. 6. Z tabulky je zřejmé, že mláďata při narození nejsou pohlavně morfologicky dvojtvárná.

Tab 6: Výstupy z GLMM použitého k vyšetření přítomnosti pohlavní dvojtvárnosti u mláďat hroznýšovce kubánského při narození.

rozměry mláďete	F	p	intercept	koeficient	SE
délka těla	2,05	0,1543	551,614	5,446	3,81
délka ocasu	0,07	0,7973	65,361	-0,155	0,60
váha při naroz.	0,16	0,6935	156,873	-1,148	2,91
váha při sken.	0,21	0,6468	148,15	1,003	2,18
počet ventralií	1,87	0,1728	282,421	0,683	0,50
počet subkaudalií	0,57	0,4515	48,275	-0,251	0,33
délka mezi očima	0,61	0,4366	11,581	-0,047	0,06
délka čelisti	0,10	0,7492	29,014	-0,039	0,12

Vynesení zátěží („loadings“) jednotlivých meristických a plastických znaků do morfoprostoru vymezeného prvními dvěma hlavními komponentami, které dohromady vysvětlují 65 % celkové variability vstupních proměnných (Obr. 12). K první ose souhlasně přispívají všechny proměnné, především SVL mláďete a lze ji tedy interpretovat jako obecnou velikost mláďete. Druhá osa, interpretovatelná jako tvar, je dána vztahem mezi počtem podocasních šupin popřípadě délkou ocasu na straně jedné a váhou mláďete na straně druhé.



Obr. 12: Vynesení zátěží („loadings“) jednotlivých meristických a plastických znaků do morfoprostoru vymezeného prvními dvěma hlavními komponentami vstupních proměnných u hroznýšovce kubánského.

5.1.6 Pravděpodobnost dožití narozeného mláděte určitého stáří

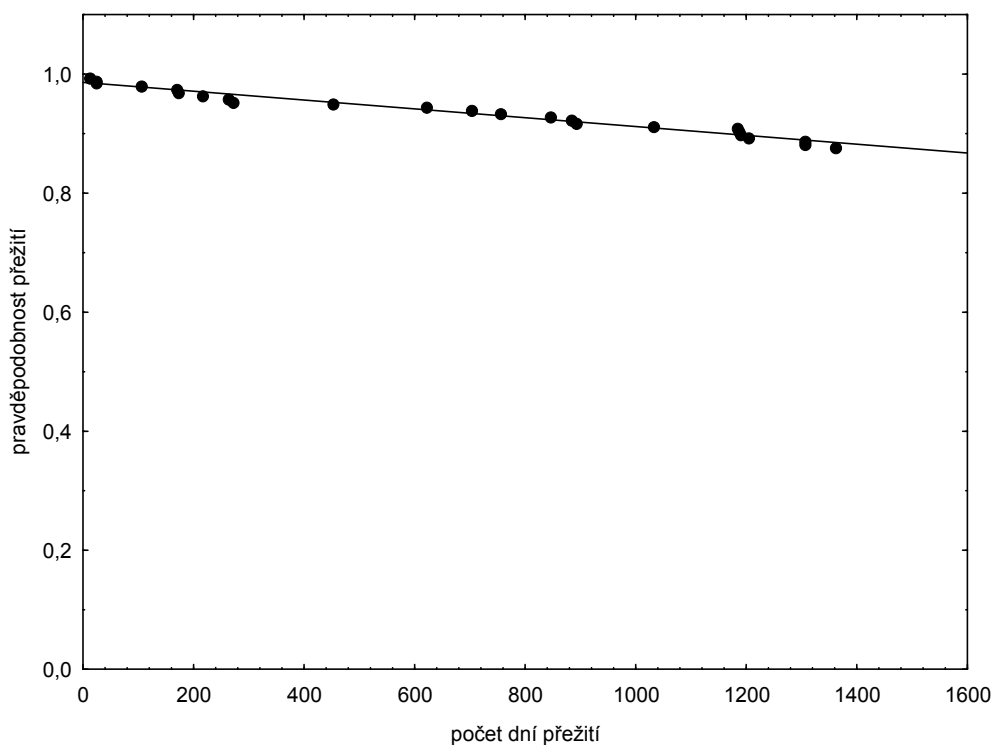
Vzhledem k dlouhodobému sledování chovaných jedinců hroznýšovce kubánského byly k dispozici údaje o jejich mortalitě. Datový soubor čítal 67 vrhů obsahující 318 mlád'at. Sledované doby dožití jedince byly půl roku (182 dní), jeden rok (365 dní) a čtyři roky (1460 dní). Jedinci, kteří se narodili později než v lednu 2014 a nedosáhli stáří půl roku v době vzniku diplomové práce, byli z datového souboru vynecháni.

Velikost datového souboru ke stanovení pravděpodobnosti přežití 6 měsíců, jednoho roku a čtyř let od narození (binomické závislé proměnné) je uvedena v Tab. 7.

Tab. 7: Velikost datového souboru ke stanovení pravděpodobnosti dožití jedince určitého stáří u hroznýšovce kubánského.

doba dožití	počet jedinců	počet mrtvých
6 měsíců	303	13
1 rok	226	13
4 roky	196	25

Pravděpodobnost dožití mláděte stáří 6 měsíců je 95,38 % (Obr. viz Obr. 3), jednoho roku je 93,81% (Obr. viz Obr. 4) a čtyř let je 86,73% (Obr. 13).



Obr. 13: Pravděpodobnost přežití mláděte od narození do 4 let u hroznýšovce kubánského.

Pravděpodobnost je natolik vysoká, že nepřekvapuje, že model GLZ neprokázal signifikantní vliv délky těla matky, pohlaví mláděte a jeho délky těla a váhy při narození na přežívání 6 měsíců, jednoho roku i čtyř let. Výstupy z modelu uvedeny v Tab. 8.

Tab. 8: Výstupy modelu GLZ, který zkoumal vliv vstupních proměnných na pravděpodobnost dožití mláděte hroznýšovce kubánského do stáří 6 měsíců, jednoho roku a čtyř let.

proměnné	doba dožití	W	p
SVL matky	6 měsíců	0,10	0,7480
pohlaví ml.	6 měsíců	0,09	0,7656
SVL ml.	6 měsíců	0,95	0,3299
váha ml.	6 měsíců	0,96	0,3284
SVL matky	1 rok	0,25	0,6177
pohlaví ml.	1 rok	0,01	0,9923
SVL ml.	1 rok	2,56	0,1093
váha ml.	1 rok	1,12	0,2896
SVL matky	4 roky	0,20	0,6564
pohlaví ml.	4 roky	0,22	0,6397
SVL ml.	4 roky	0,11	0,7357
váha ml.	4 roky	0,14	0,7086

5.1.7 Růst jedince v době od narození do stáří čtyř let

Velikost datového souboru je uvedena v Tab. 9, kde je pro každé analyzované období uveden počet jedinců rozdělených dle pohlaví.

Zkoumanými závislými proměnnými byla délka těla, délka ocasu a váha jedinců daného pohlaví v jednotlivých časových obdobích při narození, v jednom, dvou, třech a čtyřech letech transformované přirozeným logaritmem.

Tab. 9: Počet analyzovaných jedinců hroznýšovce kubánského pro každé sledované období růstu.

	pohlaví	počet jedinců
narození	samice	120
	samec	130
1 rok	samice	76
	samec	70
2 roky	samice	80
	samec	71
3 roky	samice	87
	samec	79
4 roky	samice	80
	samec	64

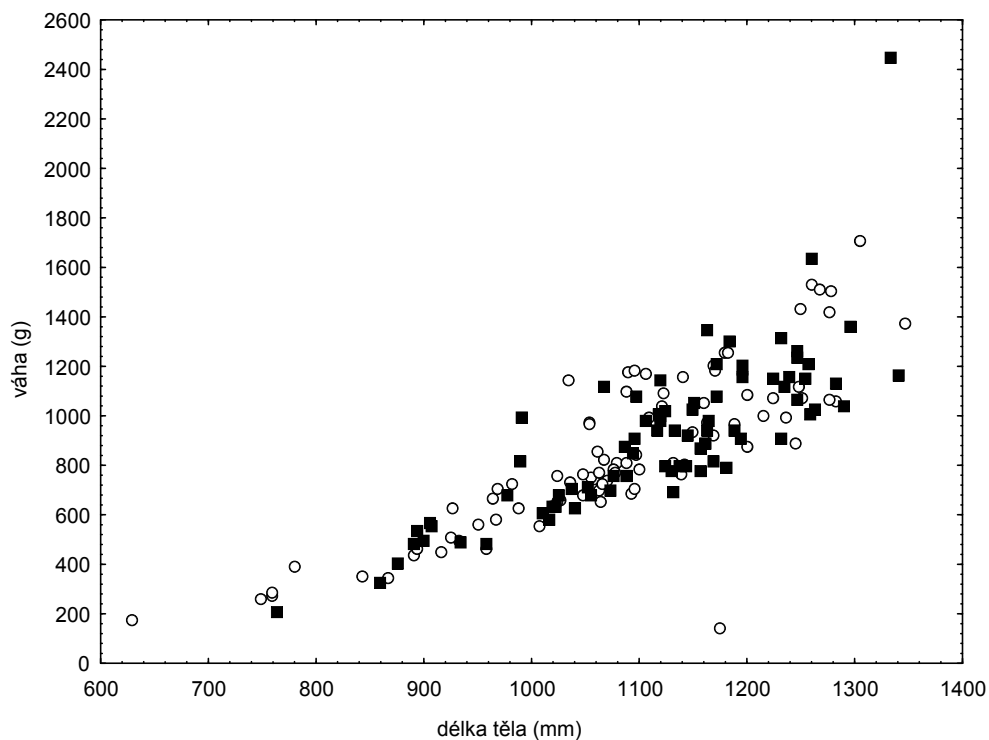
Velikost samců a samic v jednotlivých rocích

K vyšetření průkaznosti pohlavního dimorfismu délky těla, ocasu a váhy hroznýšovců kubánských ve stáří jednoho roku, dvou, tří a čtyř let byl použit model (GLMM zahrnující identitu vrhu jako náhodný faktor), jehož výstupy (anova: F, p; intercepty; koeficienty a SE) jsou uvedeny v Tab. 10.

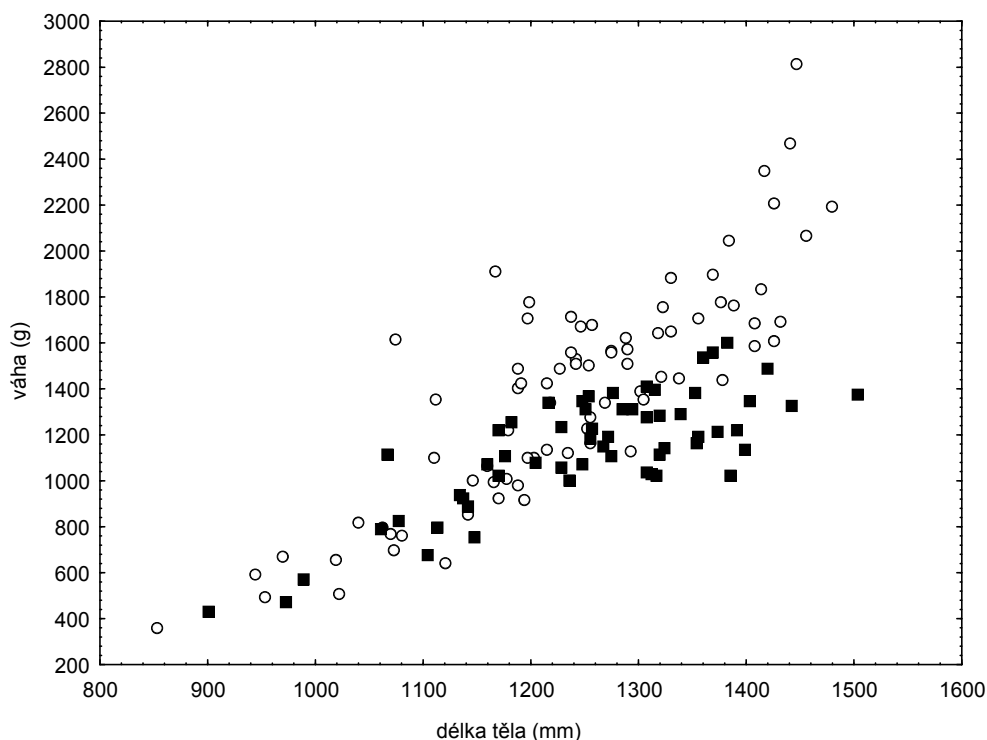
Tab. 10: Výstupy z GLMM použitého k vyšetření průkaznosti pohlavního dimorfismu hroznýšovců kubánských ve stáří jednoho, dvou, tří a čtyř let.

proměnné	stáří (roky)	F	p	intercept	koeficient	SE
délka těla (mm)	1	0,09	0,7595	798,684	3,28	10,69
délka těla (mm)	2	0,12	0,7279	952,279	5,536	15,87
délka těla (mm)	3	0,25	0,6178	1071,714	8,709	17,41
délka těla (mm)	4	0,04	0,8391	1226,804	4,283	21,04
délka ocasu (mm)	1	0,32	0,5701	90,516	0,954	1,67
délka ocasu (mm)	2	11,38	0,0010	109,914	8,004	2,37
délka ocasu (mm)	3	36,46	< 0,0001	122,953	16,537	2,74
délka ocasu (mm)	4	29,36	< 0,0001	139,591	17,01	3,14
váha (g)	1	0,01	0,9514	352,579	-0,896	14,67
váha (g)	2	0,20	0,6555	574,069	11,916	26,65
váha (g)	3	0,06	0,8029	878,125	-12,018	48,06
váha (g)	4	28,82	< 0,0001	1401,771	-331,169	61,69

Z tabulky vyplývá, že samci a samice se neliší délkou těla do stáří 4 let, avšak samci mají delší ocasy než samice ve dvou, třech a čtyřech letech. Rovněž se samci a samice neliší váhou, a to do tří let (Obr. 14), avšak ve věku 4 let jsou již samice těžší než samci (Obr. 15). Nabízela se hypotéza, že vztahy mezi délkou těla a váhou jsou zprvu identické, a pak se rozcházejí, tj. že přímky proložené body představující samce a samice mají různý sklon. Tato hypotéza byla testována pomocí analýzy kovariance („Homogeneity of slopes model“), která homogenitu sklonů zamítla ($F = 10,46$; $p = 0,0015$).



Obr. 14: Závislost váhy na délce těla samců a samic hroznýšovce kubánského ve věku 3 let. Samci a samice se hmotnostně neliší (GLMM: anova: $F = 0,06$; $p = 0,8029$). ○ samice, ■ samci



Obr. 15: Závislost váhy na délce těla samců a samic hroznýšovce kubánského ve věku 4 let. Samice jsou těžší než samci (GLMM: anova: $F = 28,82$; $p < 0,0001$). ○ samice, ■ samci

Velikost mláděte při narození a její vliv na růst jedince

K vyšetření vztahů mezi velikostí mláděte při narození (délkou těla, délkou ocasu a váhou) a velikostí jedince v jednom, dvou, třech a čtyřech letech byly použity Pearsonovy korelační koeficienty pro samice (Tab. viz Příloha Tab. 4) a pro samce (Tab. viz Příloha Tab. 5). U samic pozitivně koreluje porodní váha a délka těla ($r = 0,66$; $p < 0,05$), ocasu ($r = 0,55$; $p < 0,05$) a váha ($r = 0,70$); $p < 0,05$) samice ve stáří jednoho roku. Rovněž průkazně pozitivně koreluje porodní váhou samice a délka těla ($r = 0,33$; $p < 0,05$) a váha ($r = 0,36$; $p < 0,05$) jedince ve třech letech. Neprokázala se závislost mezi délkou těla samice při narození a její velikostí v jednom, ve dvou, třech i čtyřech letech.

U samců pozitivně koreluje porodní váha jedince a délka ocasu ($r = 0,43$; $p < 0,05$) a váha ($r = 0,54$; $p < 0,05$) ve stáří dvou let. Neprokázala se závislost mezi délkou těla samce při narození a jeho velikostí v jednom, dvou, třech i čtyřech letech.

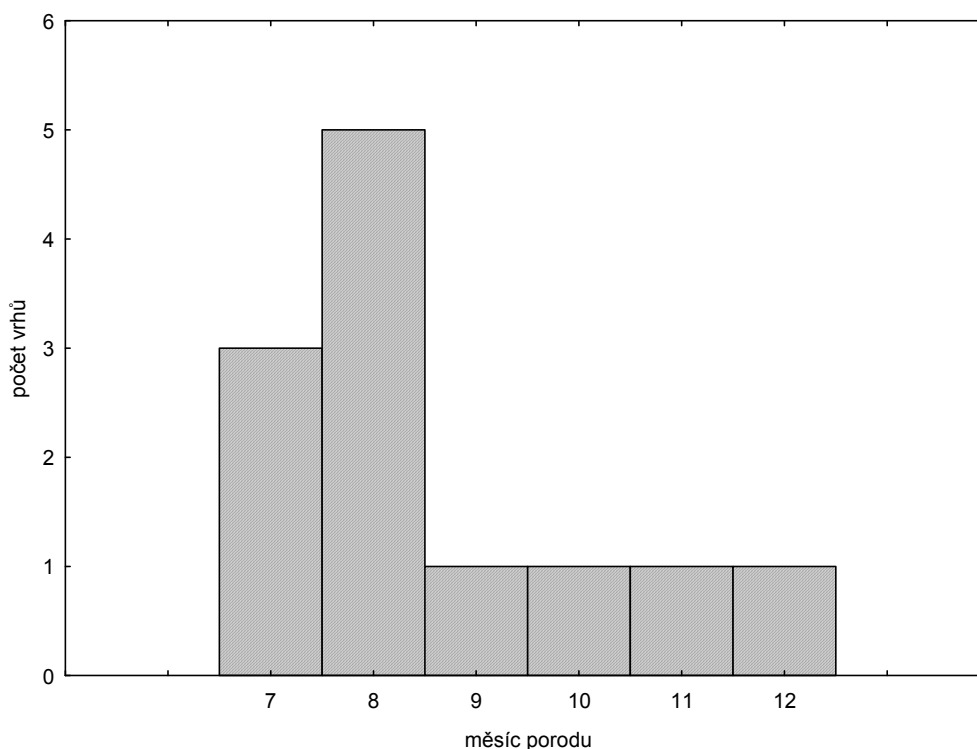
5.2 Hroznýš Dumerilův (*Acrantophis dumerilii*)

Pro umožnění srovnání mateřské investice u hroznýšovce kubánského byly provedeny podobné výpočetní postupy i u hroznýše Dumerilova, nicméně datový soubor pro tento druh je podstatně menší a navíc většina vrhů ($n = 5$) pochází od jediné samice, takže možnosti, jak se korektně vypořádat s identitou matky a malým n jsou omezené. Tuto skutečnost výrazně snižující sílu provedených testů je potřeba zohlednit při interpretaci následujících výsledků.

5.2.1 Velikost vrhu a ovlivňující faktory

Datový soubor zahrnuje 12 vrhů od 7 samic hroznýše Dumerilova, které byly zaznamenány u studované populace za období 9 let (2004 – 2013).

Samice nejčastěji rodily v srpnu (Obr. 16) a častěji více než 5 živě narozených mláďat (Tab. 11). Přehled vrhů s počty živých i mrtvých mláďat a neoplozených vajec viz Příloha Tab. 6.



Obr. 16: Počet vrhů narozených v jednotlivých měsících roku u hroznýše Dumerilova.

Tab. 11: Tabulka četnosti celkové velikosti vrhu a počtu živě narozených mláďat hroznýše Dumerilova.

velikost vrhu	celková		živá mláďata			
	absolutní četnost vrhů	relativní četnost vrhů (%)	absolutní četnost vrhů	relativní četnost vrhů (%)	absolutní četnost mláďat	relativní četnost mláďat (%)
2	2	16,67	2	16,67	4	4,40
4	1	8,33	2	16,67	8	8,79
5	1	8,33	1	8,33	5	5,49
8	1	8,33	1	8,33	8	8,79
9	2	16,67	2	16,67	18	19,78
10	1	8,33	1	8,33	10	10,99
11	1	8,33	0	0,00	0	0,00
12	0	0,00	1	8,33	12	13,19
13	1	8,33	2	16,67	26	28,57
14	1	8,33	0	0,00	0	0,00
16	1	8,33	0	0,00	0	0,00
součet	12	100,00	12	100,00	91	100,00

Pearsonovy korelační koeficienty nepotvrdily vztah mezi velikostí vrhu včetně neoplozených vajec a mrtvých mláďat a délkou těla ($r = 0,4560$; $p = 0,3040$) a kondicí matky ($r = 0,4167$; $p = 0,3520$), rovněž nepotvrdily vztah mezi počtem živě narozených mláďat a délkou těla ($r = 0,4915$; $p = 0,2630$) a kondicí matky ($r = 0,5086$; $p = 0,2440$).

5.2.2 Velikost novorozených mláďat

Pearsonovy korelační koeficienty nepotvrdily vztah mezi velikostí vrhu a délkou těla ($r = -0,0960$; $p = 0,7920$) a váhou při narození mláďete ($r = 0,2882$; $p = 0,4890$). Také nepotvrdily vztah mezi počtem živě narozených mláďat a délkou těla ($r = 0,0464$; $p = 0,8990$) a váhou při narození mláďete ($r = 0,4384$; $p = 0,2770$).

Model (GLMM zahrnující identitu matky a identitu vrhu jako náhodné faktory) nepotvrdil vliv délky těla matky na délku těla (anova: $F = 3,07$; $p = 0,1780$; intercept = 318,435; koeficient = 0,063; SE = 0,04) a váhu mláďete při narození (anova: $F = 3,56$; $p = 0,1998$; intercept = 44,416; koeficient = 0,027; SE = 0,01).

5.2.3 Sekundární poměr pohlaví

Datový soubor pro analýzu sekundárního poměru pohlaví obsahoval 11 vrhů od 6 samic. Zahrnuty byly pouze vrhy se známým pohlavím živě narozených mlád'at ($n = 86$ mlád'at). Z tohoto počtu mlád'at bylo 46 samců a 40 samic. Přehled počtu živě narozených synů a dcer v jednotlivých vrzích viz Příloha Tab. 7 a jednotlivým matkám viz Příloha Tab. 8.

K vyšetření vlivu délky těla, kondice a věku matky, velikosti vrhu a počtu živě narozených mlád'at na sekundární poměr pohlaví (binomická závislá proměnná) bylo použito GEEGLM (marginální model zahrnující identitu matky jako náhodný faktor). Žádná z uvedených proměnných nevykazovala průkazný vliv na sekundární poměr pohlaví.

5.2.4 Pohlavní dvojtvárnost velikosti mlád'at

Datový soubor obsahoval 12 vrhů od 7 samic s celkovým počtem 86 živě narozených mlád'at (46 samců a 40 samic) hroznýše Dumerilova.

Základní popisné statistiky délky těla a ocasu, váhy při narození, váhy při skenování, počtů břišních šupin, počtů podocasních šupin, délky mezi očima a délky čelisti u mlád'at samčího a samičího pohlaví jsou uvedeny v Tab. 12.

Tab. 12: Základní popisné statistiky délky těla, délky ocasu, váhy při narození, váhy při skenování, počtů břišních šupin (ventralia), počtů podocasních šupin (subkaudalia), délky mezi očima a délky čelisti dle pohlaví u hroznýše Dumerilova.

	Pohlaví	N	Průměr	Std. dev.	Min.	Max.	Q25	Medián	Q75
Délka těla (mm)	samice	39	414,48	30,23	353,28	463,09	391,32	417,50	440,24
	samec	42	406,75	31,16	354,89	467,73	379,86	409,45	433,53
Délka ocasu (mm)	samice	39	35,85	3,00	29,32	41,10	33,73	36,60	37,91
	samec	42	36,82	2,98	29,91	42,84	34,49	36,72	38,35
Váha při naroz. (g)	samice	33	85,08	14,39	54,67	107,26	75,23	83,98	95,67
	samec	37	82,17	13,84	59,04	112,88	70,75	81,38	91,14
Váha při sken. (g)	samice	39	88,87	16,04	52,76	112,11	78,02	88,89	104,03
	samec	42	86,29	16,66	57,48	118,30	73,60	84,42	100,53
Počet ventralií	samice	40	228,90	3,54	215	235	228	229	231
	samec	45	222,18	3,14	216	231	220	222	224
Počet subkaudalií	samice	40	32,40	2,07	27	36	31	32	34
	samec	45	33,04	1,88	29	36	31	33	34
Délka mezi očima (mm)	samice	39	10,86	0,31	10,36	11,48	10,63	10,84	11,03
	samec	42	10,84	0,37	10,22	11,91	10,58	10,81	11,12
Délka čelisti (mm)	samice	39	30,97	1,43	28,10	34,48	29,65	31,15	32,00
	samec	42	30,99	1,44	28,01	33,86	29,77	30,84	32,07

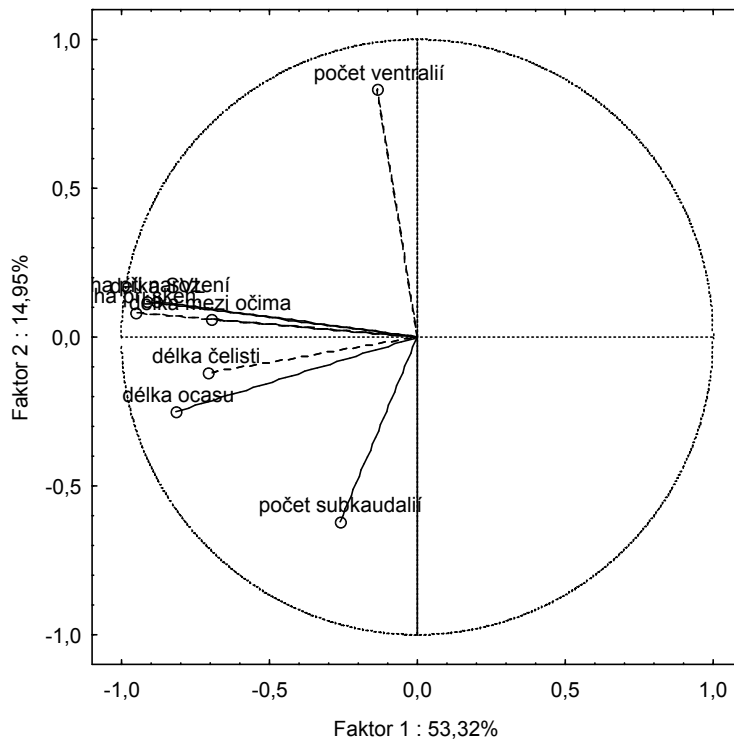
K vyšetření přítomnosti pohlavní dvojtvárnosti mláďat byl použit model (GLMM zahrnující identitu vrhu jako náhodný faktor), jehož výstupy (anova: F, p; intercepty; koeficienty a SE) jsou uvedeny v Tab. 13.

Tab. 13: Výstupy z GLMM použitého k vyšetření přítomnosti pohlavní dvojtvárnosti u mláďat hroznýše Dumerilova při narození.

rozměry mláděte	F	p	intercept	koeficient	SE
délka těla	8,24	0,0054	402,977	-9,182	3,20
délka ocasu	8,70	0,0043	35,292	1,224	0,42
váha při naroz.	1,97	0,1652	85,363	-2,021	1,44
váha při sken.	3,35	0,0714	84,439	-2,70	1,47
počet ventralií	112,12	< 0,0001	228,486	-7,175	0,68
počet subkaudalií	2,07	0,1548	32,386	0,615	0,43
délka mezi očima	0,39	0,5332	10,783	-0,041	0,07
délka čelisti	1,06	0,3062	29,065	-0,186	0,18

Z tabulky vyplývá, že mláďata jsou při narození velikostně pohlavně dimorfní. Samci mají delší ocas při narození než samice (anova: $F = 8,70$; $p = 0,0043$). Samice jsou při narození delší (anova: $F = 8,24$; $p = 0,0054$) a mají větší počet břišních šupin (anova: $F = 112,12$; $p < 0,0001$) než samci.

Vynesení zátěží („loadings“) jednotlivých meristických a plastických znaků do morfoprostoru vymezeného prvními dvěma hlavními komponentami, které dohromady vysvětlují 68 % celkové variability vstupních proměnných (Obr. 17). K první ose souhlasně přispívají všechny proměnné, především SVL mláděte a jeho váha při narození a skenování a lze ji tedy interpretovat jako obecnou velikost mláděte. Druhá osa, interpretovatelná jako tvar, je dána vztahem mezi počtem břišních šupin na straně jedné a počtem podocasních šupin na straně druhé.

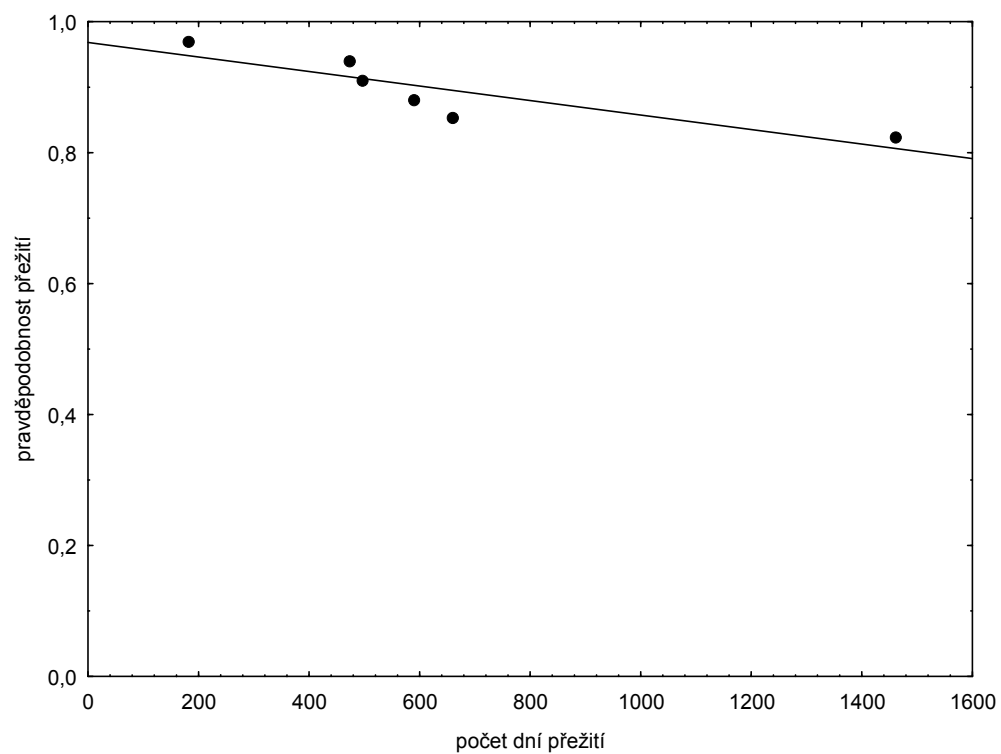


Obr. 17: Vynesení zátěží („loadings“) jednotlivých meristických a plastických znaků do morfoprostoru vymezeného prvními dvěma hlavními komponentami vstupních proměnných u mláďat hroznýše Dumerilova.

5.2.5 Pravděpodobnost dožití narozeného mláděte určitého stáří

Datové soubory dožití 6 měsíců a jednoho roku od narození obsahovaly 91 a 47 mláďat. Za prvních 6 měsíců a první rok od narození uhynulo pouze jediné mládě. Pravděpodobnost dožití 6 měsíců u narozeného jedince je tedy 97,80 % a pravděpodobnost dožití jednoho roku je 95,74 %.

Z 34 mláďat uhynulo v průběhu čtyř let 5 jedinců. Pravděpodobnost dožití čtyř let od narození je tedy u mláďat hroznýše Dumerilova 82,35 % (Obr. 18). Vzhledem k vysoké pravděpodobnosti přežití není závažné, že model GLZ neprokázal signifikantní vliv pohlaví ($W = 0,01$; $p = 0,9951$), délky těla ($W = 0,05$; $p = 0,8281$) a váhy ($W = 0,8628$; $p = 0,3530$) při narození na uvedenou pravděpodobnost.



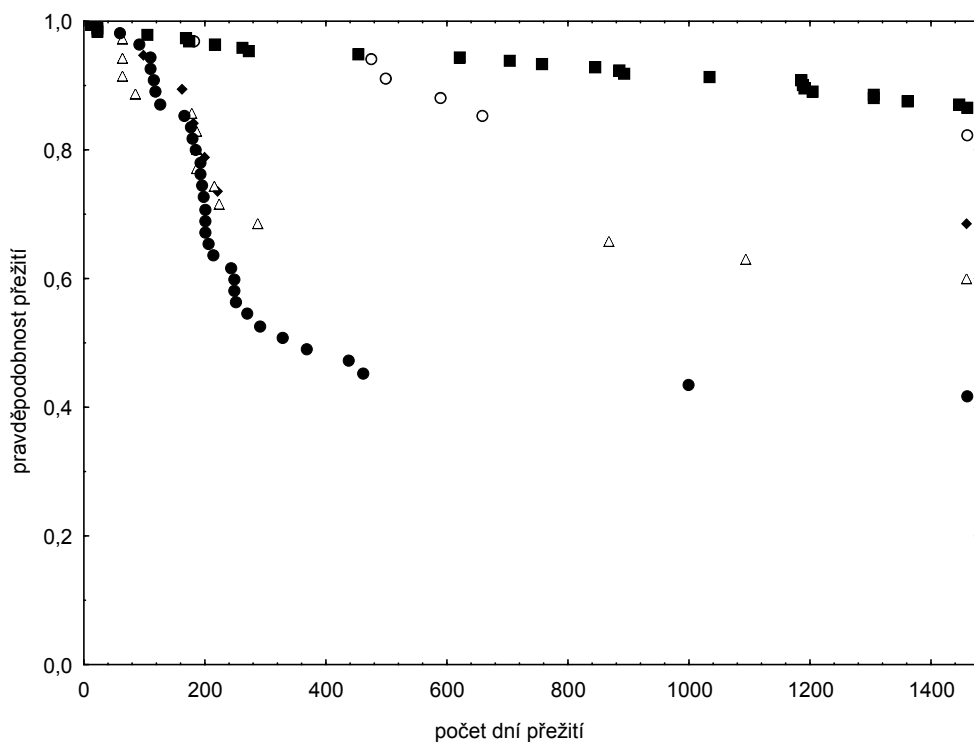
Obr. 18: Pravděpodobnost dožití mláděte hroznýše Dumerilova od narození do stáří 4 let.

5.3 Srovnání pravděpodobnosti dožití mláďat u vybraných druhů hroznýšovitých hadů

Velikost datového souboru pro porovnání přežívání vybraných druhů hroznýšovitých hadů je uveden v Tab. 14. Pravděpodobnost přežití 6 měsíců a jednoho roku ukazuje Obr. viz Příloha Obr. 5 a 6. Pravděpodobnost dožití čtyř let u jedince daného druhu ukazuje Obr. 19.

Tab. 14: Velikost datového souboru vybraných druhů hroznýšovitých hadů s počtem mrtvých mláďat za období 6 měsíců (182 dní), jednoho roku (365 dní) a čtyř let (1460 dní) od narození.

druh	počet dnů přežití	celkový počet mláďat	počet mrtvých mláďat
hroznýš Dumerilův (<i>Acrantophis dumerili</i>)	182	91	1
	365	47	1
	1460	34	5
hroznýšovec kubánský (<i>Chilabothrus angulifer</i>)	182	303	13
	365	226	13
	1460	196	25
hroznýšovec portorický (<i>Chilabothrus inornatus</i>)	182	19	3
	365	19	5
	1460	19	5
hroznýšovec bahamský (<i>Chilabothrus striatus</i>)	182	35	5
	365	35	11
	1460	35	13
hroznýšovec jamajský (<i>Chilabothrus subflavus</i>)	182	55	10
	365	55	27
	1460	55	31



Obr. 19: Pravděpodobnost dožití jedince čtyř let u vybraných druhů hroznýšovitých hadů.
 ○ hroznýš Dumerilův, ■ hroznýšovec kubánský, ◆ hroznýšovec portorický, △ hroznýšovec bahamský, ● hroznýšovec jamajský

K vyšetření vztahu mezi příslušností jedince ke druhu a pravděpodobností dožití určitého stáří byl použit model (GLZ). Model (GLZ) prokázal signifikantní vliv příslušnosti jedince k druhu na pravděpodobnost jeho dožití 6 měsíců ($W = 15,14$; $p = 0,0001$), jednoho roku ($W = 48,73$; $p < 0,0001$) a čtyř let ($W = 35,10$; $p < 0,0001$).

6. Diskuze

6.1 Účast dospělých samic v reprodukci

Energetická náročnost rozmnožování a produkce potomků může být hrazena přímo z přijaté energie z potravy („Income breeder“ strategie) nebo nepřímo z uložených energetických rezerv („Capital breeder“ strategie). Vzhledem k nízké rychlosti metabolismu jsou hadi jako ektotermové predisponováni k ukládání tukových rezerv (Bonnet et al., 1998), což se projeví na jejich hmotnosti a tělesné kondici. Jejich rozhodnutí rozmnožovat se v dané sezóně je tedy v souladu s „Capital breeder“ strategií (Drent a Daan, 1980 podle Naulleau a Bonnet, 1996; Jönsson, 1997) a podpořeno výsledky u chřestýše *Crotalus horridus* (Brown, 1991), u zmije *Vipera berus* (Madsen a Shine, 1993) a *Vipera aspis* (Naulleau a Bonnet, 1996) a u hroznýše královského, *Boa constrictor occidentalis* (Chiaraviglia a Bertona, 2007).

Z výsledků uvedených v této diplomové práci vyplývá, že i u druhu hroznýšovce kubánského se samice rozhodují o reprodukci v dané sezóně na základě jejich hmotnosti a tělesné kondici před pářením, kdy téměř všechny samice vážící nad 3 kilogramy se v dané sezóně rozmnožily. Nicméně hmotnost ani kondice samice na počátku reprodukční sezóny neovlivňuje úspěšnost rozmnožení, tj. porod živých mláďat. Důvodem porodu pouze mrtvých mláďat či neoplozených vajec může být například neplodnost samce či špatné teplotní podmínky během gravidity. Avšak polovina studovaných samic (n = 6 z 11), které porodily pouze mrtvá mláďata a/nebo neoplozená vejce, byla ubytována v teráriích, kde v dané reprodukční sezóně porodily i jiné samice živé potomky. V úvahu rovněž připadá neschopnost analyzovat kondiční rozdíl mezi „úspěšnými“ a „neúspěšnými“ samicemi ze získaných údajů. Samice hadů totiž přijímají potravu i během vitelogeneze a v raném období březosti, což může navýšit množství dostupné energie, která je investovaná do potomků (Aubret et al., 2002; Ford a Seigel, 2010). Analyzované hodnoty o kondici prezentované v této práci reflektují stav samice před reprodukční sezónou. Údaje o vitelogenezi, době zabřeznutí a kondici samice této době odpovídající momentálně chybí.

Reprodukční a nereprodukční samice se také mohou průkazně lišit v délce těla (Gregory, 2006), nebo je tento vztah neprůkazný (Naulleau a Bonnet, 1996). U hroznýšovce kubánského má délka těla marginální vliv na reprodukční rozhodnutí samic, avšak nejdelší samice snižují frekvenci reprodukce, stejně jako samice krajty mřížkované, *Malayopython reticulatus* (Shine et al., 1998) a krajty *Liasis fuscus*

(Madsen a Shine, 2002). Analyzovaná data o účasti dospělých samic v reprodukci ovšem neobsahují údaje o samicích menších než 120 cm a mladších než 6 let, tj. nejsou zahrnuty všechny samice po dosažení dospělosti. Z plemenné knihy hroznýšovce kubánského vyplývá, že nejmladšími rozmnožujícími se jedinci byla zvířata stará okolo 4 let (Rehák, 1996), což je doba, kdy se samice začínou výrazně váhově lišit od samců, jak vyplývá z výsledků uvedených v této práci, a to zřejmě kvůli počínajícímu ukládání tukových rezerv pro budoucí reprodukci. Pro kompletní pochopení reprodukční biologie u tohoto druhu by tedy bylo dobré zaměřit se i na dobu okolo dospívání a ukládání energetických rezerv a také na frekvenci, s jakou se množí mladé samice těsně po dospění a při jaké minimální délce těla.

6.2 Velikost vrhu a faktory ji ovlivňující

Mláďata hroznýšovce kubánského se nejčastěji rodí od září do listopadu, kdy na Kubě probíhá období hurikánů, a to průměrně 4 – 5 mláďat, jak zmiňuje i studie Sheplan a Schwartz (1974). Hroznýš Dumerilův, který žije v suchém klimatu jihozápadního Madagaskaru, pak rodí více než 5 mláďat nejčastěji v červenci a srpnu. Velikost porozeného vrhu u hroznýšovce kubánského ovlivňuje velikost samice, kdy délka těla a kondice matky vysvětluje 43 % variability ve velikosti vrhu. Tento vztah se vyskytuje i například u zmije *Vipera berus* (Madsen a Shine, 1992b), užovky *Coronella austriaca* (Luiselli et al., 1996) a *Nerodia sipedon* (Weatherhead et al., 1999), krajt *Liasis fuscus* (Madsen a Shine, 1996) a *Malayopython reticulatus* (Shine et al., 1998) a u hroznýše královského *Boa constrictor occidentalis* (Bertona a Chiaraviglio, 2003). U hroznýše Dumerilova se tento vliv matky na velikost vrhu nepotvrdil. To může být způsobeno neúplností získaných údajů o velikosti vrhu, kdy samice mohou ovulovat více vajec a některá zpětně resorbovat (Bonnet et al., 2000), nebo samice mohou po porodu pozřít mrtvá mláďata a neoplozená vejce (Lourdais et al., 2005; Deloya et al., 2009).

Z důvodu vyloučení možnosti chyby ve stanovení velikosti celkového vrhu jsem porovnávala i vztah mezi počtem živě narozených mláďat a délkou těla a kondicí matky. Vztah mezi délkou těla a kondicí matky a počtem živě narozených mláďat se u hroznýše kubánského a hroznýše Dumerilova nepotvrdil. Avšak z parciálních korelací vyplývá, že vztahy mezi délkou těla matky, velikostí vrhu, počtem živě narozených mláďat a délkou těla novorozence u hroznýšovce kubánského jsou komplikované a je nutný jejich detailnější výzkum. Rovněž by bylo vhodné zaměřit se na nevýhody, které

velká mateřská investice samicím hroznýšovce kubánského přináší. Je pravděpodobné, že gravidní samice budou snižovat rychlost svého růstu, jako je doloženo i u jiných druhů hadů (*Vipera berus* – Madsen a Shine, 1993; *Coronella austriaca* – Luiselli et al., 1996; *Vipera aspis* – Bonnet et al., 2000; *Notechis scutatus* - Bonnet et al., 2011). Vzhledem k tomu, že velikost samice pozitivně ovlivňuje velikost porozeného vrhu, pak se snížením rychlosti růstu samici klesá možnost produkovat větší vrhy a větší mláďata s vyšší zdatností. Na místě je tedy otázka, zda některé samice neoddalují reprodukci na dobu, kdy budou delší a načerpají více energetických rezerv pro produkci větších vrhů a potomků, jako je tomu například u krajty *Liasis fuscus* (Madsen a Shine, 2002).

6.3 Velikost novorozených mláďat

Mateřská investice determinuje velikost potomka skrze kompromis mezi velikostí a počtem mláďat. Pokud je přírodní selekcí stanovena optimální velikost potomka, pak by větší samice (delší či o lepší kondici) měly produkovat více potomků optimální velikosti v souladu s „Optimal offspring size theory“ (Smith a Fretwell, 1974). Na druhou stranu pokud není stanovena optimální velikost produkovaného potomka, pak se samice může rozhodovat podle „Fractional egg size hypothesis“ (Ricklefs, 1968), kdy s větší mírou dostupné energie vkládané do potomků zvětšuje matka spíše velikost než počet potomků. To se projeví hlavně u druhů, které produkují velká mláďata o malém počtu. U hroznýšovce kubánského délka těla samice ovlivňuje délku těla novorozence, avšak ne jeho hmotnost při narození. Vzhledem k tomu, že se nepotvrdil vztah mezi velikostí samice a počtem živě narozených mláďat, ale potvrdil se vliv velikosti samice na velikost potomka, lze usuzovat, že samice investují větší míru dostupné energie do jednotlivých potomků, a to v souladu s „Fractional egg size hypothesis“. Platnost „Fractional egg size“ hypotézy však neznamená vyloučení možnosti platnosti hypotézy „Optimal offspring size theory“. U druhu s extrémní velikostí mláďate je nutné do produkce dalšího potomka vložit více energie než do zvětšení již přítomného (Shine a Greer, 1991). Je tedy možné, že je pro mláďata stanovena určitá nadkritická optimální velikost, v které je vhodné se narodit, a až při dodatečné dostupné energii samice investuje do jejich zvětšování.

Vzhledem k tomu, že je vliv délky těla matky na délku těla mláďate u hroznýšovce kubánského průkazný, ale malý (při relativním zvětšení délky těla matky o 10 cm se potomek relativně zvětší o 0,4 cm), je nutné vzít do úvahy i působení dědičnosti.

Použitím modelu (GLMM) k analýze získaných dat, který zahrnoval identitu matky a identitu vrhu, byl efekt dědičnosti na velikost těla potomka do jisté míry odfiltrován. Avšak závislost mezi velikostí těla matky a velikostí jejího potomka v dospělosti u hadů dosud není dostatečně prozkoumána.

U hroznýše Dumerilova se nepotvrdily vztahy délky těla a kondice matky, velikosti vrhu, počtu živě narozených mláďat a velikostí narozeného mláděte. Domnívám se, že tento výsledek je způsoben radikálně menším datovým souborem než u hroznýšovce kubánského a dále fakt, že 5 z 12 vrhů jsou od jedné samice. Z toho vyplývá i menší síla provedených testů.

6.4 Sekundární poměr pohlaví

S mateřskou investicí úzce souvisí i poměr pohlaví narozených potomků. V populačním průměru by měl být sekundární poměr pohlaví vyrovnaný (Fisher, 1930 podle Nováková et al., 2010), jak bylo zjištěno u hroznýše Dumerilova v této diplomové práci a u dalších druhů hadů v jiných studiích (např. Weatherhead et al., 1995; Brown a Shine, 2004; Weatherhead et al., 2006; Krause a Burghardt, 2007). Ve studované populaci hroznýšovců kubánských byl populační sekundární poměr pohlaví rovněž vyrovnaný (143 samců a 136 samic), avšak při bližším zkoumání byly prokázány odchylky od tohoto poměru u jednotlivých samic. Tyto odchylky mohou být vysvětleny v případě hroznýšovců kubánských dvěma hlavními hypotézami: (1) Trivers-Willardovou hypotézou (Trivers a Willard, 1973) předpokládající, že samice v lepší kondici schopné vyšší investice by měly rodit převážně nákladnější pohlaví resp. pohlaví s vyšší variabilitou ve zdatnosti mezi jedinci, a to za podmínky, kdy investice samice (např. porodní váha či délka mláděte) predikuje celkovou zdatnost potomka, a (2) hypotézou lokální kompetice o zdroje („Local resource competition“; Clark, 1978 podle Nováková et al., 2010) předpokládající, že samice produkuje více to pohlaví (převážně syny), s nímž si v budoucnosti bude méně kompetovat o zdroje např. potravu.

Mláďata hroznýšovce kubánského nevykazují při narození žádnou velikostní pohlavní dvojitvárnost, a proto byla platnost Trivers-Willardovy hypotézy zamítnuta. Po vyšetření vlivu vlastností samice, kdy menší samice průkazně rodí častěji syny než samice větší, se přikláním k názoru, že samice hroznýšovce kubánského manipulují sekundárním poměrem pohlaví skrze svou velikost a v souladu s „Local resource competition“. Samci hadů jsou více aktivní a dispergují dále než samice z důvodu

hledání vhodných samic k páření (Puente-Rolón a Bird-Picó, 2004; Rivera et al., 2006; Keogh et al., 2007; Dubey et al., 2008; Miersma, 2010; Pernetta et al., 2011; Hofmann et al., 2012). Samice jsou naopak filopatrické vůči místu, kde se narodily a zdržují se v jeho blízkosti (Madsen a Shine, 1999; Rivera et al., 2006; Brown a Shine, 2007). Z hlediska kompetice o potravní zdroje je také podstatné, že samice mají vyšší roční spotřebu potravy než samci (Bonnet et al., 2000; Madsen a Shine, 2002; Jones et al., 2009; osobní pozorování). Pro menší respektive mladší samici by tedy bylo nevýhodné rodit dcery, které se budou spíše zdržovat v jejím home-range a potravně jí konkurovat než synové. Za podmínky, kdy samci hroznýšovce kubánského jsou méně filopatrici a dispergují dále než samice, nelze vyloučit ani hypotézu vyhýbání se inbreedingu z hlediska mladších matek.

6.5 Pohlavní dvojtvárnost ve velikosti mlád'at

Jak bylo zmíněno výše, mlád'ata hroznýšovce kubánského se při narození velikostně neliší, a to až do věku dvou let, kdy se pohlaví začínají velikostně odlišovat. Samci mají od dvou let delší ocasy než samice. Samice ve stáří čtyř let se výrazně liší od samců v hmotnosti. Z průběhu vývoje velikostního sexuálního dimorfismu u hroznýšovce kubánského se dá předpokládat, že samci dospívají dříve než samice, což není u hadů výjimkou (např. Shine, 1978; Madsen a Shine, 1992; Houston a Shine, 1994; Shine et al., 1998). Důvodem je zřejmě odlišnost optimální velikosti při dospění. U dospělých samců klesá s rostoucí velikostí těla pravděpodobnost přežití, ale i jako malí samci se mohou účastnit páření, i když s menším úspěchem (Madsen a Shine, 1994). Samicím, jak vyplývá z výsledků této práce, se zvyšuje reprodukční úspěch s velikostí těla a s množstvím nasbíraných energetických rezerv, a je proto výhodné dospět později.

Na rozdíl od hroznýšovce kubánského, kde samci a samice se při narození velikostně neliší, vykazují narozená mlád'ata hroznýše Dumerilova velikostní pohlavní dvojtvárnost, kdy samci mají průkazně delší ocas než samice. Ty jsou naopak delší tělem a mají větší počet břišních šupin než samci. Velikost těla je vysoce pozitivně korelována s počtem tělních obratlů (Lindell, 1994; Shine, 2000) a tedy i s počtem břišních šupin. Navíc jedinci s větším počtem břišních šupin vykazují i rychlejší růst (Lindell et al., 1993 podle Lindell, 1996). Tyto vzájemné vztahy jsou v souladu s hypotézou reprodukčního výkonu („Reproductive output hypothesis“, King, 1989) a

umožňují samici zvyšovat svou reprodukční kapacitu a velikost vrhu, díky zvětšenému objemu břicha.

Signifikantně delší délka ocasu u samců může být u hroznýše Dumerilova způsobena nejen skrze zkracování délky ocasu samic za platnosti hypotézy reprodukčního výkonu, ale také morfologickým omezením přítomností hemipenisů („Morphological constraint hypothesis“; King, 1989). Rovněž nemohu vyloučit platnost hypotézy samčí schopnosti reprodukce („Male mating ability hypothesis“; King, 1989), kdy u druhů s potvrzenými samčími souboji může delší délka ocasu zvýhodňovat samce při kompetici o samice i při samotném páření (Shine et al., 1999). Avšak hroznýš Dumerilův má vzhledem k terestrickému způsobu života celkově výrazně zkrácenou délku ocasu bez ohledu na pohlaví. Z osobního pozorování mohu potvrdit, že samec není schopen délkou ocasu omotat ocas jiného samce nebo samice. Proto i přes potvrzené samčí souboje u tohoto druhu (Murphy, 1981; osobní pozorování) se k platnosti hypotézy „Male mating ability“ nepřikláním.

U hroznýšovce kubánského a hroznýše Dumerilova je délka těla mláděte dobrým znakem vypovídajícím o celkové velikosti narozené mláděte, jak bylo ukázáno vynesemím zátěží („loadings“) jednotlivých meristických a plastických znaků do morfoprostoru vymezeného dvěma hlavními komponentami. U hroznýše Dumerilova je dobrým velikostním znakem i váha při narození. Tvar mláďat je u hroznýšovce kubánského dán vztahem podocasních šupin případně délkou ocasu na straně jedné a váhou mláděte na straně druhé. To znamená, že mláďata s nízkou porodní váhou nemají menší počet podocasních šupin, což by mohlo poukazovat na špatný embryonální vývoj, kdy se u hadů objevují abnormality spojené s nízkým počtem břišních i podocasních šupin, například kvůli nízké teplotě inkubace (Andrade a Abe, 1998; Löwenborg et al., 2011). U hroznýše Dumerilova je tvar dán vztahem počtem břišních šupin a počtem podocasních šupin. Vztah ukazuje, že jedinec s větším počtem břišních šupin, má nižší počet podocasních šupin. To odpovídá již zmíněnému velikostně pohlavnímu dimorfismu při narození, kdy samice vykazují v průměru o 7 břišních šupin více než samci.

6.6 Vliv velikosti mláděte na růst a pravděpodobnost dožití do určitého věku

Větší velikost při narození může přinést jedinci výhodu při rychlosti růstu. Růst je silně ovlivňován dostupností kořisti vhodné velikosti, jako prokázala studie na ostrovních populacích druhu *Notechis scutatus*, u kterého délka těla při narození pozitivně koreluje s velikostí těla dospělého (Aubret, 2012). Velká velikost při narození umožňuje mláděti pozřít větší kořist a tím i rychleji růst.

Extrémní velikost mláděte při narození u hroznýšovce kubánského by měla mít vliv na budoucí růst jedince. U samic a samců jsem však neprokázala závislost mezi délkou těla při narození a délkou těla, ocasu a váhou v jednom, dvou, třech a čtyřech letech od narození. Jinými slovy velikost jedince není ovlivňována v prvních čtyřech letech života jeho velikostí při narození. Nicméně porodní váha samice pozitivně koreluje s délkou těla, ocasu a váhou ve stáří jednoho roku a s délkou těla a váhou ve třech letech. U samců pak porodní váha pozitivně koreluje s délkou ocasu a váhou ve stáří dvou let. Z těchto výsledků vyplývá, že samice i samci mají „předurčenou“ budoucí velikost těla na základě porodní váhy, nicméně tato diplomová práce neobsahuje analýzu dat skutečné rychlosti růstu a její závislost na množství přijaté potravy.

Zdatnost mláďat, která roste s jejich velikostí při narození (Brown a Shine, 2009), by se měla projevit také na pravděpodobnosti dožití se určitého věku, a to hlavně v laboratorních podmínkách, kde je vyloučen vliv predace. U hroznýšovce kubánského a hroznýše Dumerilova se nepotvrdil vliv délky těla matky, pohlaví mláděte a jeho délky těla a váhy při narození na pravděpodobnost dožití 6 měsíců, jednoho roku a čtyř let. Při vyloučení vlivu predace se dá říct, že mortalita u těchto dvou druhů je nízká s pravděpodobností dožití jedince čtyř let 86 % a 82 %, a to i přesto, že hroznýšovec kubánský investuje 2x více energie do jednoho potomka než hroznýš Dumerilův. Při srovnání s ostatními druhy hroznýšovitých hadů (hroznýšovcem bahamským, h. portorickým a h. jamajským) rovněž z populací chovaných v zajetí (odstraněn vliv predace), které rodí nápadně menší mláďata, se ukázalo, že pravděpodobnost přežití průkazně závisí na příslušnosti k druhu, a tak potažmo i na velikosti mláděte při narození. Z tohoto porovnání mají hroznýšovec kubánský a hroznýš Dumerilův nejvyšší pravděpodobnost dožití čtyř let. Za nimi následuje hroznýšovec portorický (68 %), dále hroznýšovec bahamský (60 %) a hroznýšovec jamajský se 42 %. Z toho vyplývá, že rozdíl v pravděpodobnosti dožití se věku čtyř let je mezi druhy s malými mláďaty téměř

20 %. Vysvětlením by mohl být poměr délky těla ku váze při narození. Mláďata hroznýšovce jamajského mají největší délku těla z těchto tří druhů, a to průměrně o 10 cm, avšak váží kolem 15 g stejně jako u hroznýšovce bahamského a portorického. Nicméně hroznýšovec jamajský pravděpodobností dožití mláďat nijak nevybočuje v porovnání s ostatními druhy hadů. Review porovnávající pravděpodobnost přežití juvenilů a dospělců ve volné přírodě u 20 druhů hadů uvádí, že mláďata mají pravděpodobnost dožití následujícího roku okolo 50%, dospělci pak 65 %. Navíc viviparní druhy a druhy produkující velké potomky mají větší pravděpodobnost dožití mláďat následujícího roku než druhy oviparní a/nebo s menší velikostí potomků (Pike et al., 2008).

Při porovnání energetické nákladnosti produkce mláďat a jejich pravděpodobnosti přežití se ukazuje, že ačkoliv hroznýšovec kubánský má mláďata 10x nákladnější než hroznýšovci s malými mláďaty, jichž se rodí naopak 4x více, i přesto mají pouze 2x větší pravděpodobnost dožití se určitého věku. To znamená, že na hroznýšovce kubánskému působil i jiný selekční tlak zvěšující velikost mateřské investice (velikost potomků) než pouze snaha snížit mortalitu mláďat. Takovým selekčním tlakem mohl být rozsah potravní nabídky nebo predace.

6.7 Evoluce vysoké mateřské investice u hroznýšovce kubánskému

Vzhledem k tomu, že velikost mláděte při narození u hroznýše kubánskému nemá vliv na jeho dožití, alespoň ne do věku čtyř let, je na místě klást si otázku, proč samice investují do produkce takto velkých potomků. Jedním z důvodů může být rozsah potravní nabídky. Na Kubě se nachází kromě hroznýšovce kubánskému také 10 druhů užovek (Colubridae) a 12 druhů hroznýšů rodu *Tropidophis*. Užovky rodu *Arrhyton* měří okolo 30 cm (Hedges a Garrido, 1992) a jejich potravou jsou převážně leguánovití rodu *Anolis* (Thomas a Leal, 1993). Větší užovky rodu *Alsophis* mají délku těla od 50 do 90 cm a živí se hlavně žábami a ještěry (*Anolis* spp.) (Rodríguez-Robles a Leal, 1993). Hadi *Tropidophis* v dospělosti měří okolo 40 cm (Brongersma, 1951) a živí se žábami, ještěry (*Anolis* spp., *Leiocephalus* spp.), ptáky a savci (Fong et al., 2013). Mláďata hroznýšovce kubánskému při narození měří přes 50 cm, jsou tedy srovnatelně velcí s menšími dospělými užovkami a hroznýšem *Tropidophis melanurus*, který je z druhů *Tropidophis* největší. Podle Sheplan a Schwartz (1974) hlavní potravou

hroznýšovců kubánských jsou netopýři rodů *Mormoops*, *Phyllonycteris* a *Brachyphylla*, jejichž váha se v dospělosti pohybuje od 10 do 45 g. Je proto možné, že mláďata hroznýšovců kubánských využívají i jinou potravní nabídku než ostatní kubánské druhy hadů.

Druhým důvodem může být antipredační ochrana. Mláďata hroznýšovců kubánských jsou po narození velmi agresivní a neváhají kousnout (osobní pozorování). V historii Kuby se vyskytuje poměrně dost predátorů, kteří mohli ohrožovat narozená mláďata, jako jsou sovy, orlí a supi (MacFadden, 1980). V současnosti na Kubě žijí dva druhy sov, pouze jedna z nich žije i na Ostrově mládeže, kde se rovněž vyskytuje hroznýšovec kubánský. V průměru jsou velké 20 cm a živí se převážně bezobratlými a malými ptáky, ale nevyklučuje se ani možnost požírání ještěřů a hadů. Selekcí tlak na zvětšování velikosti mláďat u hroznýšovce kubánského mohli mít také sklípkaní, kteří mohou ohrožovat predací druhy s malými novorozenými mláďaty. Nejzajímavějším potenciálním predátorem na Kubě je štětinatec *Solenodon cubanus* (Solenodontidae), druh příbuzný našim rejskům s délkou těla okolo 30 cm a váhou 1 kg, a v historii ještě *Solenodon arredondoii*, který byl o málo větší. *Solenodon*, žijící v lesním podrostu, aktivně hledá potravu v lesní opadance pomocí čichu a sluchu (MacFadden, 1980). Tímto způsobem zřejmě dokáže nalézt i jinak dobře ukrytá mláďata hroznýšovců kubánských. Ta při objevení okamžitě a neúnavně syčí, útočí a koušou. Je otázkou, do jaké míry je toto antipredační chování proti štětinatci účinné. U mláďat agresivní chování ustává okolo stáří jednoho roku, kdy mláďata jsou pravděpodobně natolik velká, že je diskutovaný predátor již neohrožuje. Pokud je domněnka správná, pak by velká velikost při narození umožňovala mláďatům hroznýšovce kubánského rychleji vyrůst z predací tlaku, který je na ně kladen.

Jiný druh štětinatece (*Solenodon paradoxus*) o podobné velikosti se také vyskytuje na ostrově Hispaniola. Na Hispaniole rovněž žije blízký příbuzný hroznýšovec kubánského, hroznýšovec bahamský, který však rodí velmi malá mláďata. V tomto případě lze vyloučit působení predací tlaku štětinatece na mláďata hroznýšovce bahamského vzhledem k odlišným ekologickým nikám. *Solenodon* je terestrickým druhem, zatímco hroznýšovec bahamský je druhem arborikolním.

Je zajímavé, že Kuba není jediným ostrovem, kde se vyskytují porody velkých mláďat hadů a kde zároveň žije zvíře rejskovitého typu. Podobný pattern se nachází i na ostrově Madagaskar. Na Madagaskaru žijí mimo jiných druhů hadů i dva druhy hroznýše rodu *Acrantophis*, *Acrantophis dumerili* (hroznýš Dumerilův) a *Acrantophis*

madagascariensis (hroznýš madagaskarský). Hroznýš Dumerilův se vyskytuje v suché oblasti jihozápadního Madagaskaru, naopak hroznýš madagaskarský žije ve vlhkých lesích podél východního pobřeží. Hroznýš madagaskarský je srovnatelný v mateřských investicích s hroznýšovcem kubánským, rodí malý počet extrémně velkých mláďat s průměrnou délkou okolo 50 cm a váhou 200 g. Naopak hroznýš Dumerilův, jak vyplývá i z výsledků uvedených v této práci, rodí větší počet mláďat o střední velikosti. Na Madagaskaru behaviorálně i ekologicky zastupují štetinatce tenreci (Tenrecidae). Na jihozápadní suché části ostrova se vyskytuje *Echinops telfairi*, který váží okolo 130 g (Lovegrove a Génin, 2008), a je otázkou do jaké míry může ohrožovat mládě hroznýše Dumerilova měřící průměrně 43 cm a vážící zhruba 80 g. Na druhou stranu největším madagaskarským druhem tenreka, dorůstajícím velikosti okolo 35 cm a váhy 2 kg, je *Tenrec ecaudatus*, který obývá východní vlhké lesy (Gorog, 1999), tedy stejné prostředí jako hroznýš madagaskarský. Nicméně na rozdíl od hroznýšovce kubánského se u hroznýše madagaskarského nevyskytuje žádné agresivní antipredační chování (osobní pozorování). Existuje však podstatný rozdíl mezi štetinatcem a tenrekem. *Solenodon* při lovu potravy používá modifikované slinné žlázy obsahující jed, kterým ochromí kořist (Folinsbee, 2013). Je tedy možné, že se mládě hroznýšovce kubánského brání okamžitým agresivním chováním proti kousnutí *Solenodona*, které by ho mohlo ochromit.

Bylo by velmi zajímavé zkoumat v přírodě žijící populaci hroznýšovce kubánského i hroznýše madagaskarského, a to především jejich mláďata. Domnívám se, že pouze přímým výzkumem ve volné přírodě lze potvrdit nebo vyvrátit teorii, že terestrické druhy ostrovních hadů přizpůsobily velikost porozených potomků tak, aby snížily či zabránily predacímu tlaku ze strany velkých „hmyzožravců“ rejskovitého typu. Nicméně i výzkum v zajetí má nesporné výhody. Zvířata jsou udržována ve stejných teplotních podmínkách, při srovnatelném příjmu potravy, rovněž je známa jejich minulost. Tudiž jsou to údaje, které v přírodě nelze získat vzhledem k individuální historii každého jedince a většinou velmi omezenou dobou trvání výzkumu. Při studiu rozmnožování lze v zajetí provádět manipulační experimenty s příjmem potravy a zkoumat její vliv na reprodukční úspěšnost. Důležitým aspektem je také zaznamenání všech gravidit, porodů či počtů živě narozených mláďat, ale i podíl neúspěšné reprodukce v rámci populace, kdy nedochází k chybám z důvodu selektivního výběru terénního pracovníka. Rovněž lze lépe studovat vliv velikosti narozeného mláděte na

pravděpodobnost jeho přežití. Zkoumaná mortalita je bez vlivu predace, nemocí či působení nešťastné náhody (např. zabití člověkem, uhynutí v důsledku zranění).

7. Závěr

Velikost mateřské investice u hroznýšovce kubánského je u hadů výjimečná a samice musí mít dostatek uložených tukových rezerv, aby se mohla v dané sezóně rozmnožit. Tento fakt je zřetelný již během doby dospívání, kdy se samice začnou výrazně hmotnostně odlišovat od samců, nicméně velikost investice matky do synů a dcer je stejná (vzhledem k uniformní velikosti mláďat při narození). Tím se hroznýšovec kubánský od ekologicky podobného druhu, hroznýše Dumerilova, jehož mláďata vykazují již při narození pohlavně velikostní dimorfismus (samci mají delší ocasy než samice, ty jsou naopak delší tělem a mají větší počet břišních šupin).

Nejprekvapivějším zjištěním v této práci byla častější produkce synů než dcer u menších respektive mladších matek hroznýšovce kubánského. Jde zřejmě o důsledek lokální kompetice o potravu, kdy synové jsou aktivnější a dispergují dále než dcery, které jsou naopak filopatrické a konkurují matce i roční spotřebou potravy.

Vztahy mezi velikostí samice, velikostí vrhu a porozených potomků se ukázaly být u hroznýšovce kubánského komplikovanými. I přesto lze říci, že délka těla a kondice samice má významný vliv na velikost vrhu a také na velikost narozených mláďat. Nicméně je třeba pokračovat v detailnějším výzkumu těchto vztahů například s použitím manipulačních experimentů s množstvím přijímané potravy či počtem ovulovaných vajec samicí. Naopak u hroznýše Dumerilova se neprokázal vliv velikosti matky na velikost vrhu a mláďat, a to pravděpodobně kvůli menšímu datovému souboru, a tím snížené síle provedených testů. Nebylo tedy možné mezidruhově porovnat vliv velikosti mateřské investice u hroznýšovce kubánského a hroznýše Dumerilova na tyto parametry životní historie.

Velikost mateřské investice se ovšem projeví i na pravděpodobnosti přežití mláďat do určitého věku. Z tohoto mezidruhového srovnání zahrnující celkem pět hroznýšovitých druhů hadů (hroznýše Dumerilova, hroznýšovce kubánského, h. portorického, h. bahamského a h. jamajského) vyplývá, že druhy rodící větší vrhy o malé velikosti mláďat mají nižší pravděpodobnost přežití jedince než druhy rodící velké a středně velké potomky. Hroznýš Dumerilův má stejnou pravděpodobnost dožití ve stáří čtyř let, tedy doby okolo dospělosti, jako hroznýšovec kubánský, a to i přesto, že hroznýšovec kubánský „utrácí“ na každé vyprodukované mládě 2x více energie než hroznýš Dumerilův.

Zvětšení mateřské investice u hroznýšovce kubánského tedy nebylo pouze za účelem snížení mortality a/nebo zvýšení zdatnosti jednoho z pohlaví narozených potomků, ale zřejmě na tento druh působily během evoluce i jiné selekční tlaky jako např. velikost potravní nabídky či predace.

8. Seznam literatury

- Andrade D. V., Abe A. S.** 1998. Abnormalities in a litter of *Boa constrictor amarali*. *The SNAKE* 28:28-32
- Aubret F., Bonnet X., Shine R., Lourdais O.** 2002. Fat is sexy for females but not males: The influence of body reserves on reproduction in snakes (*Vipera aspis*). *Hormones and Behavior* 42:135-147
- Aubret F., Bonnet X., Shine R., Maumelat S.** 2003. Clutch size manipulation, hatching success and offspring phenotype in the ball python (*Python regius*). *Biological Journal of the Linnean Society* 78:263-272
- Aubret F., Bonnet X., Shine R., Maumelat S.** 2005. Why do female ball pythons (*Python regius*) coil so tightly around their eggs? *Evolutionary Ecology Research* 7:743-758
- Aubret F.** 2012. Body-Size Evolution on Islands: Are Adult Size Variations in Tiger Snakes a Nonadaptive Consequence of Selection on Birth Size? *American Naturalist* 179:756-767
- Baron J. P., Tully T., Le Galliard J. F.** 2010a. Sex-specific fitness returns are too weak to select for non-random patterns of sex allocation in a viviparous snake. *Oecologia* 164:369-378
- Baron J. P., Le Galliard J. F., Tully T., Ferriere R.** 2010b. Cohort variation in offspring growth and survival: prenatal and postnatal factors in a late-maturing viviparous snake. *Journal of Animal Ecology* 79:640-649
- Bertona M., Chiaraviglio M.** 2003. Reproductive biology, mating aggregations, and sexual dimorphism of the Argentine boa constrictor (*Boa constrictor occidentalis*). *Journal of Herpetology* 37:510-516
- Blouin-Demers G., Weatherhead P. J.** 2007. Allocation of offspring size and sex by female black ratsnakes. *Oikos* 116:1759-1767
- Bonnet X., Bradshaw D., Shine R.** 1998. Capital versus income breeding: an ectothermic perspective. *Oikos* 83:333-342
- Bonnet X., Naulleau G., Shine R., Lourdais O.** 2000. Reproductive versus ecological advantages to larger body size in female snakes, *Vipera aspis*. *Oikos* 89:509-518
- Bonnet X., Lourdais O., Shine R., Naulleau G.** 2002. Reproduction in a typical capital breeder: Costs, currencies, and complications in the aspic viper. *Ecology* 83:2124-2135
- Bonnet X., Shine R., Lourdais O., Naulleau G.** 2003. Measures of reproductive allometry are sensitive to sampling bias. *Functional Ecology* 17:39-49
- Bonnet X., Lorigoux S., Pearson D., Aubret F., Bradshaw D., Delmas V., Fauvel T.** 2011. Which proximate factor determines sexual size dimorphism in tiger snakes? *Biological Journal of the Linnean Society* 103:668-680

- Booth W., Schuett G. W.** 2011. Molecular genetic evidence for alternative reproductive strategies in North American pitvipers (Serpentes: Viperidae): long-term sperm storage and facultative parthenogenesis. *Biological Journal of the Linnean Society* 104:934-942
- Booth W., Johnson D. H., Moore S., Schal C., Vargo E. L.** 2011a. Evidence for viable, non-clonal but fatherless *Boa constrictors*. *Biology Letters* 7:253-256
- Booth W., Million L., Reynolds R. G., Burghardt G. M., Vargo E. L., Schal C., Tzika A. C., Schuett G. W.** 2011b. Consecutive Virgin Births in the New World Boid Snake, the Colombian Rainbow Boa, *Epicrates maurus*. *Journal of Heredity* 102:759-763
- Booth W., Smith C. F., Eskridge P. H., Hoss S. K., Mendelson J. R., Schuett G. W.** 2012. Facultative parthenogenesis discovered in wild vertebrates. *Biology Letters* 8:983-985
- Bownds C., Wilson R., Marshall D. J.** 2010. Why do colder mothers produce larger eggs? An optimality approach. *Journal of Experimental Biology* 213:3796-3801
- Branch W. R.** 1981. Hemipenes of the madagascan boas *Acrantophis* a *Sanzinia*, with a review of hemi-peneal morphology in the Boinae. *Journal of Herpetology* 15:91-99
- Brongersma L. D.** 1951. Some notes upon the anatomy of *Tropidophis* and *Trachyboa* (Serpentes). *Zoologische Mededelingen* (11):107-124
- Brown W. S.** 1991. Female reproductive ecology in a northern population of the timber rattlesnake, *Crotalus horridus*. *Herpetologica* 47:101-115
- Brown G. P., Shine R.** 2004. Maternal nest-site choice and offspring fitness in a tropical snake (*Tropidonophis mairii*, Colubridae). *Ecology* 85:1627-1634
- Brown G. P., Weatherhead P. J.** 2004. Sexual abstinence and the cost of reproduction in adult male water snakes, *Nerodia sipedon*. *Oikos* 104:269-276
- Brown G. P., Shine R.** 2007. Like mother, like daughter: inheritance of nest-site location in snakes. *Biology Letters* 3:131-133
- Brown G. P., Shine R.** 2009. Beyond size-number trade-offs: clutch size as a maternal effect. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences* 364:1097-1106
- Burbrink F. T.** 2005. Inferring the phylogenetic position of *Boa constrictor* among the Boinae. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 34:167-180
- Burney D. A.** 2002. Sifaka predation by a large boa. *Folia Primatologica* 73:144-145
- Byars D. J., Ford N. B., Sparkman A. M., Bronikowski A. M.** 2010. Influences of diet and family on age of maturation in brown house snakes, *Lamprophis fuliginosus*. *Herpetologica* 66:456-463
- Calle P. P., Rivas J., Muñoz M., Thorbjarnarson J., Dierenfeld E. S., Holmstrom W., Braselton W. E., Karesh W. B.** 1994. Health assessment of free-ranging anacondas (*Eunectes murinus*) in Venezuela. *Journal of Zoo and Wildlife Medicine* 25:53-62

- Cardozo G., Chiaraviglio M.** 2008. Landscape changes influence the reproductive behaviour of a key „capital breeder“ snake (*Boa constrictor occidentalis*) in the Gran Chaco region, Argentina. *Biological Conservation* 141:3050-3058
- Cardozo G., Chiaraviglio M.** 2011. Phenotypic plasticity of life history traits in relation to reproductive strategies in *Boa constrictor occidentalis*. *Evolutionary Ecology* 25:1163-1177
- Carpenter C. C., Murphy J. B., Mitchell L. A.** 1978. Combat bouts with spur use in the Madagascan boa (*Sanzinia madagascariensis*). *Herpetologica* 34:207-212
- Chiaraviglio M., Bertona M., Sironi M., Lucino S.** 2003. Intrapopulation variation in life history traits of *Boa constrictor occidentalis* in Argentina. *Amphibia-Reptilia* 24:65-74.
- Chiaraviglio M.** 2006. The effects of reproductive condition on thermoregulation in the Argentina boa constrictor (*Boa constrictor occidentalis*) (Boidae). *Herpetological Monographs* 20:172-177
- Chiaraviglio M., Bertona M.** 2007. Reproduction and thermoregulation are principal factors that influence habitat selection in the Argentine boa constrictor (*Boa constrictor occidentalis*); 77-86 p. In: *Biology of the Boas and Pythons* edited by Henderson R. W., Powell R.; Utah: Eagle Mountain Publishing, LC (438 p.). ISBN 978-0-9720154-3-4
- ***Clark A. B.** 1978. Sex ratio and local resource competition in a Prosimian primate. *Science* 201:163-165
- Congdon J. D., Gibbons J. W.** 1987. Morphological constraint on egg size: A challenge to optimal egg size theory? *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 84:4145-4147
- ***Darevsky I. S.** 1958. Natural parthenogenesis in certain subspecies of rock lizard, *Lacerta saxicola*. *Dok. Acad. Nauk. S.S.S.R.* 122:730-732 [in Russian: English translation published by Am. Inst. Biol. Sci. 1958:877-879]
- Deloya E. M., Setser K., Pleguezuelos J. M., Kardon A., Lazcano D.** 2009. Cannibalism of nonviable offspring by postparturient Mexican lance-headed rattlesnakes, *Crotalus polystictus*. *Animal Behaviour* 77:145-150
- DeNardo D. F., Lourdais O., Stahlschmidt Z. R.** 2012. Are females maternal manipulators, selfish mothers, or both? Insight from pythons. *Herpetologica* 68:299-307
- Dirksen L.** 2002. *Anakondas: monographische Revision der Gattung Eunectes Wagler, 1830 (Serpentes, Boidae)*. Münster: Natur-und-Tier-Verl. ISBN 3-931587-43-6
- ***Drent R. H., Daan S.** 1980. The prudent parent: energetic adjustments in avian breeding. *Ardea* 68:225-252
- Du W. G., Ji X. A., Zhang Y. P., Lin Z. H., Xu X. F.** 2010. Geographic variation in offspring size of a widespread lizard (*Takydromus septentrionalis*): importance of maternal investment. *Biological Journal of the Linnean Society* 101:59-67

- Du W. G., Tu M. C., Radder R. S., Shine R.** 2013. Can reptile embryos influence their own rates of heating and cooling? *PLoS ONE* 8:4
- ***Dubach J., Sajewicz A., Pawley R.** 1997. Parthenogenesis in the Arafuran Filesnake (*Acrochordus arafurae*). *Herpetological Natural History* 5:11-18
- Dubey S., Brown G. P., Madsen T., Shine R.** 2008. Male-biased dispersal in a tropical Australian snake (*Stegonotus cucullatus*, Colubridae). *Molecular Ecology* 17:3506-3514
- Dubey S., Brown G. P., Madsen T., Shine R.** 2009. Sexual selection favours large body size in males of a tropical snake (*Stegonotus cucullatus*, Colubridae). *Animal Behaviour* 77:177-182
- Durden L. A., Knapp C. R.** 2005. Ticks parasitizing reptiles in the Bahamas. *Medical and Veterinary Entomology* 19:326-328
- Ellis T. M., Chappell M. A.** 1987. Metabolism temperature relations, maternal behavior, and reproductive energetics in the ball python (*Python regius*). *Journal of Comparative Physiology B-Biochemical Systemic and Environmental Physiology* 157:393-402
- Feldman A., Meiri S.** 2013. Length-mass allometry in snakes. *Biological Journal of the Linnean Society* 108:161-172
- ***Fisher R. A.** 1930. *The genetical theory of natural selection*. Clarendon, Oxford
- Folinsbee K. E.** 2013. Evolution of venom across extant and extinct eulipotyphlans. *Comptes Rendus Palevol* 12:531-542
- Fong A. G., Giró I. B., García K. M.** 2013. Unsuccessful predation on the toad *Peltophryne peltocephala* (Bufonidae) by the Cuban snake *Tropidophis melanurus* (Tropidophiidae). *Herpetology Notes* 6:73-75
- Ford N. B., Seigel R. A.** 2006. Intra-individual variation in clutch and offspring size in an oviparous snake. *Journal of Zoology* 268:171-176
- Ford N. B., Seigel R. A.** 2010. An experimental test of the fractional egg size hypothesis. *Herpetologica* 66:451-455
- Frýdlova P., Hnízdo J., Velenský P., Šimková O., Cikánová V., Chyliková L., Frynta D.** 2013. Easy life of males? Indirect evidence that growth is easier than egg production in mangrove-dwelling monitor lizards (*Varanus indicus*). *Acta Herpetologica* 8:105-113
- Germano D. J., Smith P. T.** 2010. Molecular Evidence for Parthenogenesis in the Sierra Garter Snake, *Thamnophis couchii* (Colubridae). *Southwestern Naturalist* 55:280-282
- Gignac A., Gregory P. T.** 2005. The effects of body size, age, and food intake during pregnancy on reproductive traits of a viviparous snake, *Thamnophis ordinoides*. *Ecoscience* 12:236-243
- Glaw F., Vences M.** 2007. *A field guide to the amphibians and reptiles of Madagascar*. Cologne: Vences & Glaw Verlag GbR (496 p.). ISBN 978-3-929449-03-7

- Goodman B. A.** 2006. Costs of reproduction in a tropical invariant-clutch producing lizard (*Carlia rubrigularis*). *Journal of Zoology* 270:236-243.
- Gorog, A.** 1999. "Tenrec ecaudatus" (On-line), Animal Diversity Web. Staženo: 11. 8. 2014. Dostupné z WWW: http://animaldiversity.ummz.umich.edu/accounts/Tenrec_ecaudatus/
- Gregory P. T.** 2006. Influence of income and capital on reproduction in a viviparous snake: direct and indirect effects. *Journal of Zoology* 270:414-419.
- Groot T. V. M., Bruins E., Breeuwer J. A. J.** 2003. Molecular genetic evidence for parthenogenesis in the Burmese python, *Python molurus bivittatus*. *Heredity* 90:130-135.
- Halstead B. J., Wylie G. D., Casazza M. L., Coates P. S.** 2011. Temporal and maternal effects on reproductive ecology of the giant gartersnake (*Thamnophis gigas*). *Southwestern Naturalist* 56:29-34.
- Hamilton W. D.** 1967. Extraordinary sex ratios. *Science* 156:477-488
- Hedges S. B., Garrido O. H.** 1992. Cuban snakes of the genus *Arrhyton*: two new species and a reconsideration of *A. redimitum* cope. *Herpetologica* 48:168-177.
- *Henderson R. W., Noeske-Hallin T. A., Ottenwalder J. A., Schwartz A.** 1987. On the diet of the boa *Epicrates striatus* on Hispaniola, with notes on *E. fordi* and *E. gracilis*. *Amphibia-Reptilia* 8:251-258
- Hofmann S., Fritzsche P., Solhoy T., Dorge T., Miede G.** 2012. Evidence of sex-biased dispersal in *Thermophis baileyi* inferred from microsatellite markers. *Herpetologica* 68:514-522.
- Houston D., Shine R.** 1994. Low growth rates and delayed maturation in Arafura filesnakes (Serpentes, Acrochordidae) in tropical Australia. *Copeia* 1994:726-731.
- Hoyer R. E., Stewart G. R.** 2000. Biology of the rubber boa (*Charina bottae*) with emphasis on *C. b. umbratica*. Part I: Capture, size, sexual dimorphism, and reproduction. *Journal of Herpetology* 34:348-354.
- Itonaga K., Jones S. M., Wapstra E.** 2011. Effects of variation in maternal carotenoid intake during gestation on offspring innate immune response in a matrotrophic viviparous reptile. *Functional Ecology* 25:1318-1326.
- Itonaga K., Edwards A., Wapstra E., Jones S. M.** 2012. Interpopulational variation in costs of reproduction related to pregnancy in a viviparous lizard. *Ethology Ecology & Evolution* 24:367-376.
- Iverson J. B., Hines K. N., Valiulis J. M.** 2004. The nesting ecology of the Allen Cays rock iguana, *Cyclura cychlura inornata* in the Bahamas. *Herpetological Monographs* 18:1-36.
- Ji X., Du W. G., Li H., Lin L. H.** 2006. Experimentally reducing clutch size reveals a fixed upper limit to egg size in snakes, evidence from the king ratsnake, *Elaphe carinata*. *Comparative Biochemistry and Physiology A-Molecular & Integrative Physiology* 144:474-478.

- Ji X.**, Du W. G., Qu Y. F., Lin L. H. 2009. Nonlinear continuum of egg size-number trade-offs in a snake: is egg-size variation fitness related? *Oecologia* 159:689-696.
- Jones P. C.**, King R. B., Stanford K. M., Lawson T. D., Thomas M. 2009. Frequent consumption and rapid digestion of prey by the Lake Erie watersnake with implications for an invasive prey species. *Copeia* 2009:437-445.
- Jönsson K. I.** 1997. Capital and income breeding as alternative tactics of resource use in reproduction. *Oikos* 78:57-66.
- Kaňková Š.**, Šulc J., Nouzová K., Fajfrlík K., Frynta D., Flegr J. 2007a. Women infected with parasite *Toxoplasma* have more sons. *Naturwissenschaften* 94:122-127.
- Kaňková Š.**, Kodým P., Frynta D., Vavřínová R., Kuběna A., Flegr J. 2007b. Influence of latent toxoplasmosis on the secondary sex ratio in mice. *Parasitology* 134:1709-1717.
- Karthikeyan R.**, Vijayalakshmi S., Balasubramanian T. 2008. Feeding and parturition of female annulated sea snake *Hydrophis cyanocinctus* in captivity. *Current Science* 94:660-664.
- Keogh J. S.**, Webb J. K., Shine R. 2007. Spatial genetic analysis and long-term mark-recapture data demonstrate male-biased dispersal in a snake. *Biology Letters* 3:33-35.
- King R. B.** 1989. Sexual dimorphism in snake tail length: sexual selection, natural selection, or morphological constraint? *Biological Journal of the Linnean Society* 38:133-154
- King R. B.**, Bittner T. D., Queral-Regil A., Cline J. H. 1999. Sexual dimorphism in neonate and adult snakes. *Journal of Zoology* 247:19-28.
- Kinney M. E.**, Wack R. F., Grahn R. A., Lyons L. 2013. Parthenogenesis in a Brazilian Rainbow Boa (*Epicrates cenchria cenchria*). *Zoo Biology* 32:172-176.
- Kluge A. G.** 1989. A concern for evidence and a phylogenetic hypothesis of relationships among *Epicrates* (Boidae, Serpentes). *Systematic Zoology* 38:7-25.
- Knapp C. R.**, **Owens A. K.** 2004. Diurnal refugia and novel ecological attributes of the Bahamian boa, *Epicrates striatus fowleri* (Boidae). *Caribbean Journal of Science* 40:265-270.
- Koenig S. E.**, Wunderle J. M., Enkerlin-Hoeflich E. C. 2007. Vines and canopy contact: a route for snake predation on parrot nests. *Bird Conservation International* 17:79-91.
- Krause M. A.**, **Burghardt G. M.** 2007. Sexual dimorphism of body and relative head sizes in neonatal common garter snakes. *Journal of Zoology* 272:156-164.
- Lampert K. P.** 2008. Facultative parthenogenesis in vertebrates: reproductive error or chance? *Sexual Development* 2:290-301.
- Landwer A. J.** 1994. Manipulation of egg production reveals costs of reproduction in the tree lizard (*Urosaurus ornatus*). *Oecologia* 100:243-249.

- Langkilde T., Shine R.** 2005. Different optimal offspring sizes for sons versus daughters may favor the evolution of temperature-dependent sex determination in viviparous lizards. *Evolution* 59:2275-2280.
- ***Lindell L. E., Forsman A., Merilä J.** 1993. Variation in number of ventral scales in snakes: effects on body size, growth rate and survival in the adder, *Vipera berus*. *Journal of Zoology, London* 230:101-115.
- Lindell L. E.** 1994. The evolution of vertebral number and body size in snakes. *Functional Ecology* 8:708-719.
- Lindell L. E.** 1996. Vertebral number in adders, *Vipera berus*: Direct and indirect effects on growth. *Biological Journal of the Linnean Society* 59:69-85.
- Lourdais O., Bonnet X., Shine R., Taylor E. N.** 2003. When does a reproducing female viper (*Vipera aspis*) „decide“ on her litter size? *Journal of Zoology* 259:123-129.
- Lourdais O., Brischoux F., DeNardo D., Shine R.** 2004. Protein catabolism in pregnant snakes (*Epicrates cenchria maurus*, Boidae) compromises musculature and performance after reproduction. *Journal of Comparative Physiology B-Biochemical Systemic and Environmental Physiology* 174:383-391.
- Lourdais O., Brischoux F., Shine R., Bonnet X.** 2005. Adaptive maternal cannibalism in snakes (*Epicrates cenchria maurus*, Boidae). *Biological Journal of the Linnean Society* 84:767-774.
- Lourdais O., Shine R., Bonnet X., Brischoux F.** 2006. Sex differences in body composition, performance and behavior in the Colombian rainbow boa (*Epicrates cenchria maurus*, Boidae). *Journal of Zoology* 269:175-182
- Lovegrove B. G., Génin F.** 2008. Torpor and hibernation in a basal placental mammal, the lesser hedgehog tenrec *Echinops telfairi*. *Journal of Comparative Physiology B-Biochemical Systemic and Environmental Physiology* 178:691-698.
- Löwenborg K., Shine R., Hagman M.** 2011. Fitness disadvantages to disrupted embryogenesis impose selection against suboptimal nest-site choice by female grass snakes, *Natrix natrix* (Colubridae). *Journal of Evolutionary Biology* 24:177-183.
- Luiselli L., Capula M., Shine R.** 1996. Reproductive output, costs of reproduction, and ecology of the smooth snake, *Coronella austriaca*, in the eastern Italian Alps. *Oecologia* 106:100-110.
- Lutes A. A., Baumann D. P., Neaves W. B., Baumann P.** 2011. Laboratory synthesis of an independently reproducing vertebrate species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 108:9910-9915.
- MacFadden B. J.** 1980. Rafting mammals or drifting islands? Biogeography of the Greater Antillean insectivores *Nesophontes* and *Solenodon*. *Journal of Biogeography* 7:11-22.

- Macip-Ríos R.**, Brauer-Robleda P., Casas-Andreu G., Arias-Cisneros M. D., Sustaita-Rodriguez V. H. 2012. Evidence for the Morphological constraint hypothesis and Optimal offspring size theory in the mexican mud turtle (*Kinosternon integrum*). *Zoological Science* 29:60-65.
- Madsen T.**, Shine R. 1992a. A rapid, sexually selected shift in mean body size in a population of snakes. *Evolution* 46:1220-1224.
- Madsen T.**, Shine R. 1992b. Determinants of reproductive success in female adders, *Vipera berus*. *Oecologia* 92:40-47.
- Madsen T.**, Shine R. 1993. Costs of reproduction in a population of European adders. *Oecologia* 94:488-495.
- Madsen T.**, Shine R. 1994. Costs of reproduction influence the evolution of sexual size dimorphism in snakes. *Evolution* 48:1389-1397.
- Madsen T.**, Shine R. 1996. Determinants of reproductive output in female water pythons (*Liasis fuscus*: Pythonidae). *Herpetologica* 52(2):146-159.
- Madsen T.**, Shine R. 1999. Life history consequences of nest-site variation in tropical pythons (*Liasis fuscus*). *Ecology* 80:989-997.
- Madsen T.**, Shine R. 2002. Short and chubby or long and slim? Food intake, growth and body condition in free-ranging pythons. *Austral Ecology* 27:672-680.
- Madsen T.**, Ujvari B., Olsson M., Shine R. 2005. Paternal alleles enhance female reproductive success in tropical pythons. *Molecular Ecology* 14:1783-1787.
- Magnusson W. E.** 1979. Production of an embryo by an *Acrochordus javanicus* isolated for seven years. *Copeia* 1979:744-745.
- Maslin T. P.** 1971. Conclusive evidence of parthenogenesis in three species of *Cnemidophorus* (Teiidae). *Copeia* 1:156-158.
- McCartney-Melstad E.**, Waller T., Micucci P. A., Barros M., Draque J., Amato G., Mendez M. 2012. Population structure and gene flow of the yellow anaconda (*Eunectes notaeus*) in northern Argentina. *PLoS ONE* 7:9.
- McConnachie S.**, Greene S. N., Perrin M. R. 2011. Thermoregulation in the semi-aquatic yellow anaconda, *Eunectes notaeus*. *Journal of Thermal Biology* 36:71-77.
- Miersma E. E.** 2010. Movements, activity range, habitat use, and conservation of the Jamaican (yellow) boa, *Epicrates subflavus*. Thesis for the degree of Master of Science. Missoula, MT: The University of Montana (67 p.). Chair: Dr. Christopher Servheen
- Murphy J. B.**, Barker D. G., Tryon B. W. 1978. Miscellaneous notes on the reproductive biology of reptiles. 2. Eleven species of the family Boidae, genera *Candoia*, *Corallus*, *Epicrates* and *Python*. *Journal of Herpetology* 12:385-390.
- Murphy J. B.**, Lamoreaux W. E., Barker D. G. 1981. Miscellaneous notes on the reproductive biology of reptiles. 4. Eight species of the family Boidae, genera *Acrantophis*, *Aspidites*, *Candoia*, *Liasis* a *Python*. *Transactions of the Kansas Academy of Science* 84:39-49.

- Murphy** R. W., Fu J. Z., Macculloch R. D., Darevsky I. S., Kupriyanova L. A. 2000. A fine line between sex and unisexuality: the phylogenetic constraints on parthenogenesis in lacertid lizards. *Zoological Journal of the Linnean Society* 130:527-549.
- Naulleau** G., Bonnet X. 1996. Body condition threshold for breeding in a viviparous snake. *Oecologia* 107:301-306.
- Noonan** B. P., **Chippindale** P. T. 2006. Dispersal and vicariance: the complex evolutionary history of boid snakes. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 40:347-358.
- Nováková** M., Vašáková B., Kutalová H., Galeštoková K., Průšová K., Šmilauer P., Šumbera R., Frynta D. 2010. Secondary sex ratios do not support maternal manipulation: extensive data from laboratory colonies of spiny mice (Muridae: *Acomys*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 64:371-379.
- Nussbaum** R. A. 1980. The brahminy blind snake (*Ramphotyphlops braminus*) in the Seychelles archipelago: distribution, variation, and further evidence for parthenogenesis. *Herpetologica* 36:215-221.
- Olsson** M., Madsen T., Shine R. 1997. Is sperm really so cheap? Costs of reproduction in male adders, *Vipera berus*. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 264:455-459.
- Orozco-Terwengel** P., Nagy Z. T., Vieites D. R., Vences M., Louis E. 2008. Phylogeography and phylogenetic relationships of Malagasy tree and ground boas. *Biological Journal of the Linnean Society* 95:640-652.
- Passos** P., **Fernandes** R. 2008. Revision of the *Epicrates cenchria* complex (Serpentes: Boidae). *Herpetological Monographs* 22:1-30.
- Pekár** S., **Brabec** M. 2009. *Moderní analýza biologických dat 1: Zobecněné lineární modely v prostředí* R. Praha: Scientia (226 p.), ISBN: 978-80-86960-44-9.
- Pekár** S., **Brabec** M. 2012. *Moderní analýza biologických dat 2: Lineární modely s korelacemi v prostředí* R. Brno: Masarykova universita (256 p.), ISBN: 978-80-210-5812-5
- Pernetta** A. P., Allen J. A., Beebee T. J. C., Reading C. J. 2011. Fine-scale population genetic structure and sex-biased dispersal in the smooth snake (*Coronella austriaca*) in southern England. *Heredity* 107:231-238.
- Pike** D. A., Pizzatto L., Pike B. A., Shine R. 2008. Estimating survival rates of uncatchable animals: the myth of high juvenile mortality in reptiles. *Ecology* 89:607-611.
- Pizzatto** L., **Marques** O. A. V. 2007. Reproductive ecology of boine snakes with emphasis on Brazilian species and a comparison to pythons. *South American Journal of Herpetology* 2:107-122
- Puente-Rolón** A. R., **Bird-Picó** F. J. 2004. Foraging behavior, home range, movements and activity patterns of *Epicrates inornatus* (Boidae) at Mata de Plátano Reserve in Arecibo, Puerto Rico. *Caribbean Journal of Science* 40:343-352.

- Puente-Rolón** A. R., Reynolds R. G., Revell L. J. 2013. Preliminary genetic analysis supports cave populations as targets for conservation in the endemic endangered Puerto Rican Boa (Boidae: *Epicrates inornatus*). *PLoS ONE* 8:9.
- Pyron** R. A., Reynolds R. G., Burbrink F. T. 2014. A taxonomic revision of boas (Serpentes: Boidae). *Zootaxa* 3846:249-260.
- Qu** Y. F., Li H., Gao J. F., Ji X. 2011. Geographical variation in reproductive traits and trade-offs between size and number of eggs in the king ratsnake, *Elaphe carinata*. *Biological Journal of the Linnean Society* 104:701-709.
- Radder** R. S., Pizzatto L., Shine R. 2008. Morphological correlates of life-history variation: is lizard clutch size related to the number of germinal beds in the ovary? *Biological Journal of the Linnean Society* 94:81-88.
- Rehák** I. 1996. International studbook of Cuban boas *Epicrates angulifer*. Prague: Zoological Garden (122 p.).
- Reichling** S. B., **Gutzke** W. H. N. 1996. Phenotypic consequences of incubation environment in the African elapid genus *Aspidelaps*. *Zoo Biology* 15:301-308.
- Reynolds** R. G., Booth W., Schuett G. W., Fitzpatrick B. M., Burghardt G. M. 2012. Successive virgin births of viable male progeny in the checkered gartersnake, *Thamnophis marcianus*. *Biological Journal of the Linnean Society* 107:566-572.
- Reynolds** R. G., Niemiller M. L., Hedges S. B., Dornburg A., Puente-Rolón A. R., Revell L. J. 2013. Molecular phylogeny and historical biogeography of West Indian boid snakes (*Chilabothrus*). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 68:461-470.
- Reynolds** R. G., Niemiller M. L., Revell L. J. 2014. Toward a tree-of-life for the boas and pythons: multilocus species-level phylogeny with unprecedented taxon sampling. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 71:201-213.
- Ricklefs** R. E. 1968. On the limitation of brood size in passerine birds by the ability of adults to nourish their young. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 61:847-851
- Rivera** P. C., Gardenal C. N., Chiaraviglio M. 2006. Sex-biased dispersal and high levels of gene flow among local populations in the Argentine boa constrictor, *Boa constrictor occidentalis*. *Austral Ecology* 31:948-955.
- Rivera** P. C., Di Cola V., Martínez J. J., Gardenal C. N., Chiaraviglio M. 2011. Species delimitation in the continental forms of the genus *Epicrates* (Serpentes, Boidae) integrating phylogenetics and environmental niche models. *PLoS ONE* 6:13.
- Rivas** J. A., Muñoz M. C., Burghardt G. M., Thorbjarnarson J. B. 2007. Sexual size dimorphism and the mating system of the green anaconda (*Eunectes murinus*); 313-325 p. In: *Biology of the Boas and Pythons* edited by Henderson R. W., Powell R.; Utah: Eagle Mountain Publishing, LC (438 p.). ISBN 978-0-9720154-3-4

- Rodríguez-Durán** A. 1996. Foraging ecology of the Puerto Rican boa (*Epicrates inornatus*): Bat predation, carrion feeding, and piracy. *Journal of Herpetology* 30:533-536.
- Rodríguez-Robles** J. A., **Leal** M. 1993. Effects of prey type on the feeding behavior of *Alsophis portoricensis* (Serpentes, Colubridae). *Journal of Herpetology* 27:163-168.
- Roitberg** E. S., Kuranova V. N., Bulakhova N. A., Orlova V. F., Eplanova G. V., Zinenko O. I., Shamgunova R. R., Hofmann S., Yakovlev V. A. 2013. Variation of reproductive traits and female body size in the most widely-ranging terrestrial reptile: testing the effects of reproductive mode, lineage, and climate. *Evolutionary Biology* 40:420-438.
- Schultz** T. J., Webb J. K., Christian K. A. 2008. The physiological cost of pregnancy in a tropical viviparous snake. *Copeia* 2008:637-642.
- Schwarzkopf** L., **Andrews** R. M. 2012. Are moms manipulative or just selfish? Evaluating the „Maternal manipulation hypothesis“ and implications for life-history studies of reptiles. *Herpetologica* 68:147-159.
- Seigel** R. A., Fitch H. S., Ford N. B. 1986. Variation in relative clutch mass in snakes among and within species. *Herpetologica* 42:179-185.
- Seigel** R. A., Huggins M. M., Ford N. B. 1987. Reduction in locomotor ability as a cost of reproduction in gravid snakes. *Oecologia* 73:481-485.
- Seigel** R. A. 1992. Ecology of a specialized predator – *Regina grahami* in Missouri. *Journal of Herpetology* 26:32-37.
- Sheplan** B. R., **Schwartz** A. 1974. Hispaniolan boas of the genus *Epicrates* (Serpentes, Boidae) and their Antillean relationships. *Annals of Carnegie Museum of Natural History* 45:57-143.
- Shine** R. 1978. Growth rates and sexual maturation in six species of Australian elapid snakes. *Herpetologica* 34:73-79.
- Shine** R. 1980. „Costs“ of reproduction in reptiles. *Oecologia* 46:92-100.
- ***Shine** R. 1985. The evolution of viviparity in reptiles: an ecological analysis. In: *Biology of the Reptilia* edited by Gans C., Billett F., 15:605-694
- Shine** R., **Greer** A. E. 1991. Why are clutch sizes more variable in some species than in others? *Evolution* 45:1696-1706.
- Shine** R. 1992. Relative clutch mass and body shape in lizards and snakes: Is reproductive investment constrained or optimized. *Evolution* 46:828-833.
- Shine** R., **Schwarzkopf** L. 1992. The evolution of reproductive effort in lizards and snakes. *Evolution* 46:62-75.
- Shine** R. 1995. A new hypothesis for the evolution of viviparity in reptiles. *American Naturalist* 145:809-823.

- Shine R.**, Harlow P. S., Keogh J. S., Boeadi. 1998. The allometry of life-history traits: insights from a study of giant snakes (*Python reticulatus*). *Journal of Zoology* 244:405-414.
- Shine R.**, Olsson M. M., Moore I. T., LeMaster M. P., Mason R. T. 1999. Why do male snakes have longer tails than females? *Proceedings of the Royal Society B-Biological Science* 266:2147-2151.
- Shine R.** 2000. Vertebral numbers in male and female snakes: the roles of natural, sexual and fecundity selection. *Journal of Evolutionary Biology* 13:455-465.
- Shine R.**, Olsson M. M., Moore I. T., LeMaster M. P., Greene M., Mason R. T. 2000. Body size enhances mating success in male garter snakes. *Animal Behaviour* 59:F4-F11
- Shine R.**, **Elphick M. J.** 2001. The effect of short-term weather fluctuations on temperatures inside lizard nests, and on the phenotypic traits of hatchling lizards. *Biological Journal of the Linnean Society* 72:555-565.
- Shine R.** 2004. Does viviparity evolve in cold climate reptiles because pregnant females maintain stable (not high) body temperatures? *Evolution* 58:1809-1818.
- Shine R.** 2014. Evolution of an evolutionary hypothesis: A history of changing ideas about the adaptive significance of viviparity in reptiles. *Journal of Herpetology* 48:147-161.
- ***Skalka P.**, **Voženilek P.** 1986. Case of parthenogenesis in water snake, *Nerodia sipedon*. *Fauna Bohemiae Septentrionalis* 11:81-82.
- Smith C. C.**, **Fretwell S. D.** 1974. The optimal balance between size and number of offspring. *The American Naturalist* 108:499-506.
- Tavares-Bastos L.**, Colli G. R., Bão S. N. 2008. The evolution of sperm ultrastructure among Boidae (Serpentes). *Zoomorphology* 127:189-202.
- Taylor E. N.**, **DeNardo D. F.** 2005. Sexual size dimorphism and growth plasticity in snakes: an experiment on the Western Diamond-backed Rattlesnake (*Crotalus atrox*). *Journal of Experimental Zoology Part A-Comparative Experimental Biology* 303A:598-607.
- Thomas R.**, **Leal M.** 1993. Feeding envenomation by *Arrhyton exiguum* (Serpentes, Colubridae). *Journal of Herpetology* 27:107-109.
- Thompson G. G.**, **Pianka E. R.** 2001. Allometry of clutch and neonate sizes in monitor lizards (Varanidae: *Varanus*). *Copeia* 2001:443-458.
- Tolson P. J.** 1987. Phylogenetics of the boid snakes genus *Epicrates* and Caribbean vicariance theory. *Occasional papers of the Museum of Zoology, University of Michigan* (68 p.)
- Tomović L. M.**, Crnobrnja-Isailović J. M., Ajtić R. D., Aleksić I. D., Djordjević S. Z. 2010. When do meadow vipers (*Vipera ursinii*) become sexually dimorphic? Ontogenetic patterns of sexual size dimorphisms. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 48:279-282.

- Tourmente M.**, Cardozo G., Bertona M., Guidobaldi A., Giojalas L., Chiaraviglio M. 2006. The ultrastructure of the spermatozoa of *Boa constrictor occidentalis*, with considerations on its mating system and sperm competition theories. *Acta Zoologica* 87:25-32.
- Trivers R. L.**, **Willard D. E.** 1973. Natural selection of parental ability to vary the sex ratio of offspring. *Science* 179:90-92.
- Tzika A. C.**, Koenig S., Miller R., Garcia G., Remy C., Milinkovitch M. C. 2008. Population structure of an endemic vulnerable species, the Jamaican boa (*Epicrates subflavus*). *Molecular Ecology* 17:533-544.
- Tzika A. C.**, Remy C., Gibson R., Milinkovitch M. C. 2009. Molecular genetic analysis of a captive-breeding program: the vulnerable endemic Jamaican yellow boa. *Conservation Genetics* 10:69-77.
- Uller T.**, **Olsson M.** 2010. Offspring size and timing of hatching determine survival and reproductive output in a lizard. *Oecologia* 162:663-671.
- Vences M.**, Glaw F., Kosuch J., Bohme W., Veith M. 2001. Phylogeny of South American and Malagasy boine snakes: Molecular evidence for the validity of *Sanzinia* and *Acrantophis* and biogeographic implications. *Copeia* 2001:1151-1154.
- Vitt L. J.**, **Price H. J.** 1982. Ecological and evolutionary determinants of relative clutch mass in lizards. *Herpetologica* 38:237-255.
- Wang S. A.**, Lin H. C., Tu M. C. 2003. Skewed sex ratio of the Chinese green tree viper, *Trimeresurus stejnegeri stejnegeri*, at Tsaochia, Taiwan. *Zoological Studies* 42:379-385.
- Wapstra E.**, Olsson M., Shine R., Edwards A., Swain R., Joss J. M. P. 2004. Maternal basking behaviour determines offspring sex in a viviparous reptile. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 271:S230-S232.
- Warner D. A.**, Bonnet X., Hobson K. A., Shine R. 2008. Lizards combine stored energy and recently acquired nutrients flexibly to fuel reproduction. *Journal of Animal Ecology* 77:1242-1249.
- Warner D. A.**, Kelly C. D., Lovern M. B. 2013. Experience affects mating behavior, but does not impact parental reproductive allocation in a lizard. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 67:973-983.
- Weatherhead P. J.**, Barry F. E., Brown G. P., Forbes M. R. L. 1995. Sex-ratios, mating behavior and sexual size dimorphism of the northern water snakes, *Nerodia sipedon*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 36:301-311.
- Weatherhead P. J.**, Brown G. P., Prosser M. R., Kissner K. J. 1999. Factors affecting neonate size variation in northern water snakes, *Nerodia sipedon*. *Journal of Herpetology* 33:577-589.
- Weatherhead P. J.**, Kissner K. J., Sommerer S. J. 2006. Prenatal sex ratios and expression of sexually dimorphic traits in three snake species. *Journal of Experimental Zoology Part a-Comparative Experimental Biology* 305A:603-609.

Webb J. K., Shine R., Christian K. A. 2006. The adaptive significance of reptilian viviparity in the tropics: testing the maternal manipulation hypothesis. *Evolution* 60:115-122.

***Williams** G. C. 1966a. Natural selection, the costs of reproduction, and a refinement of Lack's principle. *American Naturalist* 100:687-690.

***Williams** G. C. 1966b. *Adaptation and natural selection*. Princeton: Princeton University Press, NJ, USA.

Wilson B. S., Koenig S. E., van Veen R., Miersma E., Rudolph D. C. 2011. Cane toads a threat to West Indian wildlife: mortality of Jamaican boas attributable to toad ingestion. *Biological Invasions* 13:55-60.

Wunderle J. M., Mercado J. E., Parresol B., Terranova E. 2004. Spatial ecology of Puerto Rican boas (*Epicrates inornatus*) in a hurricane impacted forest. *Biotropica* 36:555-571.

* *sekundární citace*