

Univerzita Karlova v Praze

Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie



Dominika Kukačková

Metabolické náklady reprodukce u obratlovců, zvláště u plazů

Metabolic costs of reproduction in vertebrates, particularly in reptiles

Bakalářská práce

Školitel: doc. Mgr. Lukáš Kratochvíl, PhD.

Praha, 2014

Poděkování

Ráda bych poděkovala svému školiteli doc. Mgr. Lukáši Kratochvílovi, Ph.D. za odborné vedení, cenné rady a vstřícnost při psaní mé bakalářské práce.

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, 12. 8. 2014

Podpis:

1. Abstrakt

Reprodukce s sebou nese energetické náklady na tvorbu gamet, podporu vývoje mláďat a doprovázející behaviorální změny včetně rodičovské péče. Plazi jsou pro studium těchto nároků ideální díky velké variabilitě v reprodukčních znacích. Náklady na tvorbu pohlavních produktů zahrnují investici do reprodukčních orgánů a gamet. Další fází reprodukce je samotná březost, během které vyvíjející se mláďata přinášejí samicím určité metabolické náklady na jejich podporu. Na metabolismus samice během březosti se dá pohlížet jako na součet jejího klidového metabolismu, který je shodný s metabolismem nereprodukcujících se jedinců, dále zvýšeného metabolismu na podporu březosti a embryonálního metabolismu. Odhad každé složky je důležitý pro zhodnocení energetické náročnosti rozmnožování a porovnání různých reprodukčních strategií. Některé behaviorální změny během reprodukce také mohou mít vliv na energetickou bilanci. Jsou jimi například zvýšené náklady na lokomoci nebo posun v termoregulačním chování. Odhadnout skutečné náklady reprodukce je složité, protože se jedná o dynamický proces a existuje mnoho skutečností ovlivňující energetickou bilanci rozmnožujících se jedinců.

Klíčová slova: rozmnožování, metabolismus, plazi, šupinatí, gametogeneze, náklady na podporu březosti, lokomoce, termoregulace, vejcorodost, živorodost

Abstract

Animal reproduction involves energy expenditures for gamete formation, support of offspring development, and associated behavioural changes. Due to high variability in reproductive traits, reptiles are the ideal study group for this field. Investment in reproductive organs and gametes represent costs of sex products production. The next phase of reproduction is gestation, when females support their developing offspring, which results in additional metabolic costs. Metabolism of pregnant female can be viewed as a sum of resting metabolism, which is the same as in non-pregnant animal, of increased metabolism to support pregnancy, and of embryonic metabolism. Separation of each component is crucial for assessing energy costs of reproduction and for comparison of different reproductive strategies. Certain behavioural changes during reproduction can influence total energy balance as well. These changes include increased locomotion costs or shifts in the thermoregulatory behaviour. Estimation of the real costs of reproduction is a complex matter since a reproduction is a very dynamic process and there are many issues that influence the overall energy consumption of reproducing individuals.

Key words: reproduction, metabolism, reptiles, squamates, gametogenesis, maintenance cost of pregnancy, locomotion, thermoregulation, oviparity, viviparity

Obsah

1. Abstrakt.....	3
2. Úvod	6
3. Energetické náklady na tvorbu gamet	7
3.1. Náklady na vitelogenezi.....	8
3.2. Náklady na spermatogenezi.....	9
4. Energetické náklady na podporu vývinu mlád'at.....	10
4.1. Metabolismus březí samice	10
4.2. Náklady na podporu březosti.....	11
4.3. Metabolismus embryí a novorozenců	14
4.4. Vliv velikosti snůšky na náklady březosti.....	16
4.5. Vejcorodost a živorodost.....	17
5. Behaviorální vliv rozmnožování	18
5.1. Změny v termoregulačním chování	18
5.2. Vliv lokomoce	19
5.3. Příjem potravy během reprodukce.....	21
6. Závěr	22
7. Použitá literatura	23

2. Úvod

Rozmnožování je náročný proces a podle *life-history* teorie každá investice do něj může ovlivnit úspěšnost budoucí reprodukční události či dokonce samotné přežití jedince (Bell, 1980). Ve své práci se zaměřím na energetické investice do reprodukce a pokusím se shrnout poznatky a metodologické přístupy k odhadům energetické náročnosti rozmnožování na několika úrovních.

V první řadě je to energetická investice do gonád a gamet a náklady na jejich vývin. Rozsah investice se liší v závislosti na pohlaví (Hayward & Gillooly, 2011), proto se budu věnovat vitelogenezi a spermatogenezi zvlášť.

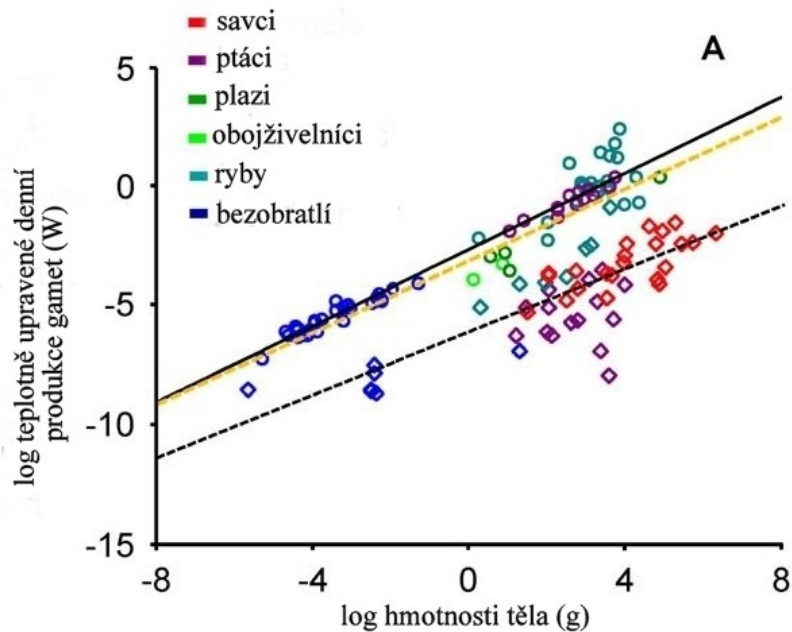
Další fází reprodukce je samotná březost. Mnozí autoři mají za to, že existují metabolické náklady reprodukce spojené s podporou vyvíjejících se mláďat samicí, takže metabolismus reprodukčně aktivní samice se nerovná součtu klidového metabolismu nereprodukujících se samic a metabolismu vyvíjejících se mláďat. Pro zjištění těchto nákladů je důležité odlišit jednotlivé složky celkového metabolismu reprodukující se samice (Demarco & Guillette, 1992; Birchard *et al.*, 1984; Robert & Thompson, 2000; Schultz *et al.*, 2008). Při odhadu velikosti těchto složek může dojít k určitým problémům a nepřesnostem na základě rozdílných metod a odlišností mezi studovanými druhy. Důležitými otázkami například jsou určení intenzity metabolismu vyvíjejících se mláďat, nakolik březost ovlivňuje metabolismus samice nebo zda je zvýšení maternálního metabolismu na podporu březosti závislé na velikosti vrhu. S tím souvisí i zhodnocení nákladů a benefitů různých reprodukčních strategií, kterými je například extrémně redukovaná snůška u některých druhů ještěřů (Andrews & Rand, 1974; Kratochvíl & Kubička, 2007; Cox & Calsbeek, 2010).

Reprodukční stav může přivodit i různé behaviorální změny, které hýbají energetickou bilancí. Významný je často posun v termoregulačním chování, protože u ektotermů mají rozdíly v preferované teplotě vliv na klidový metabolismus (Ladyman *et al.*, 2003). Také náklady na lokomoci mohou být vyšší, ať už z důvodu nošeného břemene nebo fyziologických změn (Shine, 1980; Goodman, 2006). Během reprodukce rovněž některé druhy omezují příjem potravy, což může významně přispět k celkovému vyčerpání (Madsen & Shine, 2000).

Ve své práci se pokusím poskytnout ucelený přehled různých metod a přístupů k odhadům energetické náročnosti rozmnožování především u šupinatých plazů (Squamata), kteří vykazují velkou variabilitu v reprodukčních znacích (Shine, 2005).

3. Energetické náklady na tvorbu gamet

Kvantifikace energetických nákladů na produkci gamet zahrnuje odhad investice do gonád a produkce gamet. Napříč druhy živočichů škáluje hmotnost gonád negativně alometricky s hmotností těla (Kenagy & Trombulak, 1986; Moller, 1989; Moller, 1991; Hayward & Gillooly, 2011). Tradičně se předpokládá, že u samců se velikost pohlavních orgánů a náklady na tvorbu spermií mohou lišit především podle intenzity postkopulační selekce (Moller, 1991). Hayward & Gillooly (2011) však dokládají, že rychlost produkce biomasy gamet napříč různými skupinami živočichů je funkcí hmotnosti gonád a intenzity jejich metabolismu a že na velkých taxonomických škálách je tedy pravděpodobně mnohem důležitější energetické omezení produkce gamet na základě celkového metabolismu ovlivněného teplotou těla a jeho velikostí. Vliv kompetice spermií či reprodukčních strategií je pak jen sekundární a celkovou variabilitu ve velikosti gonád ovlivňuje na velkých škálách jen minimálně. Nicméně mezi pohlavími jsou výrazné rozdíly ve vložené energii do gamet za jednotku času. Samice vynaloží na produkci vajíček v průměru o 3,5 řádu více než samci na tvorbu spermií (obrázek 1) (Hayward & Gillooly, 2011).



Obrázek 1: Vztah mezi energetickou investicí do produkce gamet a hmotností těla u samců a samic napříč různými skupinami živočichů: Logaritmus energetické investice do produkce spermií (W, kosočtverce, přerušovaná černá přímka) a vajíček (W, kruhy, plná přímka), obojí kontrolované na rozdíly v teplotě, proti logaritmu hmotnosti těla (g). Přerušovaná oranžová přímka slouží pro srovnání a vyjadřuje vztah mezi metabolismem a tělesnou hmotností pro ektotermy při 20°C. Ačkoli je intenzita produkce biomasy vajíček až o 4 řády vyšší než spermií, oboje škáluje podobně s hmotnostně specifickou intenzitou metabolismu. Převzato z Hayward & Gillooly (2011).

3.1. Náklady na vitelogenezi

Vitelogeneze je náročná část reprodukce, protože je potřeba mobilizovat širokou škálu mateřských rezerv. Některé výzkumy ukazují, že velká část reprodukčního úsilí, pokud jde o investici materiálu a energie, proběhne právě v této fázi (Dyke & Beaupre, 2011; Bleu *et al.*, 2012). U zmije skvrnitě (*Vipera aspis*) hmotnost vztažená k velikosti těla během tří měsíců v období od časně vitelogeneze do ovulace stoupala, což bylo způsobeno pravděpodobně zvýšeným příjmem potravy samicí a absorpcí vody rostoucími folikuly (Bonnet *et al.*, 2001). Nicméně maternální tělesné rezervy (měřené množstvím tukových zásob) ve stejném období klesaly, protože byly ve velkém investovány do rostoucích folikulů. Samice na konci vitelogeneze byly tedy sice těžší, ale s minimem tukových zásob (Bonnet *et al.*, 2000).

Výsledky studie na pěti druzích živorodých hadů (*Agkistrodon contortrix*, *Boa constrictor*, *Eryx colubrinus*, *Nerodia sipedon* a *Thamnophis sirtalis*) ukazují energetický výdaj na vitelogenezi jako nejvýznamnější složku reprodukčního úsilí i u živorodých plazů (Dyke & Beaupre, 2011). Napříč druhy byla vitelogeneze spojena se zvýšením intenzity maternálního metabolismu zhruba o 30 % oproti previtelogennímu stavu. Naopak náklady na podporu březosti zde vyšly jako zanedbatelné. Obdobně spotřeba kyslíku u chřestýše západního (*Crotalus atrox*) byla během vitelogeneze 1,4x větší než u nereprodukcujících se samic (Beaupre & Duvall, 1998).

Také u živorodé formy ještěrky živorodé (*Zootoca vivipara*) se ukázala investice do vitelogeneze jako významná (Bleu *et al.*, 2012). Části samic byl v polovině březosti experimentálně zredukován vrh na polovinu. Hmotnost všech samic po porodu ale korelovala s počátečním počtem vajíček ve snůšce. Skutečnost, že dokonce ani samice s redukováným vrhem nedokázaly zcela kompenzovat počáteční investici, naznačuje, že investice do vitelogeneze u lecitotrofních živorodých druhů je zřejmě náročnější, než samotná březost.

3.2. Náklady na spermatogenezi

Pro odhad nákladů na tvorbu spermií jsou ideální ty druhy, které mají časově oddělené období spermatogeneze a ostatní reprodukční aktivity náročné na energii (vyhledávání samice, páření nebo souboje mezi samci) a nepřijímají během této doby další energii v podobě potravy. Jedním z takových druhů je například zmije obecná (*Vipera berus*), u které byly náklady na spermatogenezi kvantifikovány pomocí ztráty hmotnosti v tomto období (Olsson *et al.*, 2014). Ukázalo se, že náklady na spermatogenezi jsou nejméně tak vysoké, jako náklady na ostatní reprodukční aktivity.

Podobné výsledky ve snížení hmotnosti těla samců během spermatogeneze pozoroval Bonnet *et al.* (2000) na blízce příbuzném druhu, zmiji skvrnitě (*Vipera aspis*), ale jeho interpretace týkající se mechanismu zodpovědného za tento jev se liší. Předpokládá, že varlata vzhledem ke své malé hmotnosti, která představuje pouze 1,2 % z celkové hmotnosti těla, nemohou být zodpovědná za tak velké využití energie. Jejich aktivita sice nepochybně zvyšuje celkové zvýšení metabolismu, nicméně považuje za pravděpodobnější kandidáty na spotřebu energie játra (5,8 % z celkové tělesné hmotnosti) a svaly (55,4 % z celkové tělesné hmotnosti). Celkové zvýšení metabolismu během spermatogeneze koreluje se změnami

hormonálními (zejména vysokými hladinami tyroxinu) v kombinaci s vysokými teplotami těla v tomto období.

Interpretace se tedy liší v tom, zda za zvýšení metabolismu jsou zodpovědné přímo gonády, nebo jiný orgán. Nicméně to nic nemění na energetické náročnosti spermatogeneze.

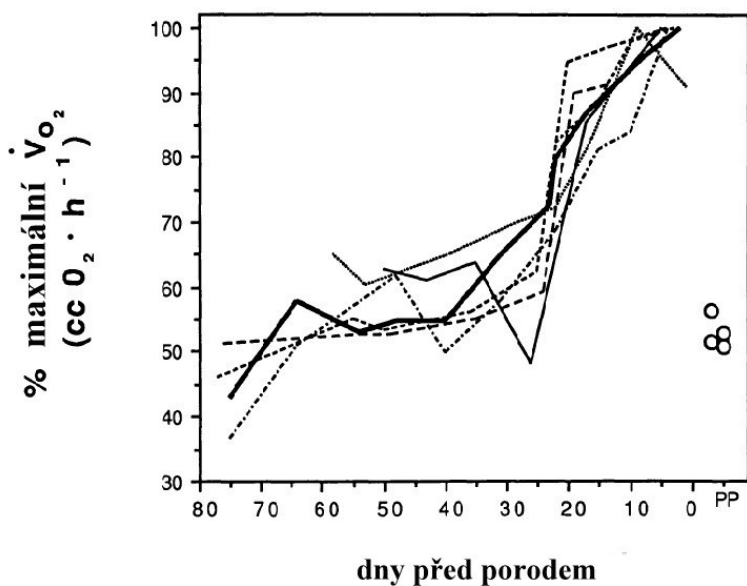
4. Energetické náklady na podporu vývinu mlád'at

4.1. Metabolismus březí samice

Metabolismus samice v průběhu březosti může stoupnout nad hladinu bazálního metabolismu z důvodu vyšší aktivity některých tkání a podpory vyvíjejících se embryí. Bez ohledu na stupeň závislosti na živinách od matky, vyvíjející se mlád'ata potřebují kyslík, který musí být poskytován matkou (Vleck, 1990; Grigg & Harlow, 2006; Murphy *et al.*, 2010). Celková intenzita metabolismu samic měřená spotřebou kyslíku během březosti tudíž odráží také požadavky na kyslík u mlád'at (Vleck, 1990). Metabolismus březí samice lze tak teoreticky rozdělit do tří složek: maternální klidový metabolismus, maternální zvýšený metabolismus pro podporu březosti a metabolismus vyvíjejících se embryí (Birchard *et al.*, 1984; Beuchat & Vleck, 1990; Demarco & Guillette, 1992; Robert & Thompson, 2000; Schultz *et al.*, 2008).

K odhadům hmotnostně specifického metabolismu samice během březosti nelze použít standardní alometrickou rovnici popisující závislost intenzity metabolismu na hmotnosti pro plazy. Změny ve spotřebě kyslíku během reprodukční události jsou totiž spíše sigmoidálního charakteru, spotřeba roste v prvních 2/3 březosti zvolna a rapidně stoupne v poslední třetině březosti s drobným ustálením před porodem (Demarco, 1992) (obrázek 2). Birchard *et al.* (1984) vysvětluje rozpor s alometrickou predikcí spotřeby kyslíku březích samic založenou na hmotnosti těla tím, že celková spotřeba kyslíku je ovlivněna fetální hmotností a metabolismem. Výchylka oproti standardní alometrii by pak byla dána změnami v metabolismu mlád'at. Ten je na začátku nízký, protože většinu váhy vrhu zaujímá metabolicky neaktivní žloutek. Oproti tomu na konci březosti většinu váhy vrhu tvoří metabolicky aktivní embrya, která mohou mít hmotnostně specifický metabolismus skoro dvojnásobný oproti samici. Tato hypotéza byla experimentálně podpořena u živorodého leguána *Sceloporus jarrovi*, kde hmotnostně specifický metabolismus vajec během časně březosti představuje asi 1/3 úrovně hmotnostně specifického metabolismu nereprodukující se

samice. Část z celkové hmotnosti březí samice tudíž představuje vejce, které respiruje mnohem méně než ostatní maternální tkáň. Z měření vyšel hmotnostně specifický metabolismus samice v časně březosti jako 80 % oproti nereprodukujícím se samicím. Těsně před porodem vejce respirovala skoro dvakrát více než samice a celkový metabolismus březí samice odpovídal 140 % oproti nereprodukujícím se jedincům (Demarco, 1992).



Obrázek 2: Spotřeba kyslíku ($cm^3 O_2 \cdot h^{-1}$) v průběhu březosti u sedmi samic leguánka *Sceloporus jarrovi*: otevřené kruhy ukazují poporodní spotřebu kyslíku čtyř samic. Převzato z Demarco (1992).

4.2. Náklady na podporu březosti

Změny v embryonálním metabolismu nejsou jediným procesem, který má vliv na celkový metabolismus březí samice. Fyziologické procesy spojené s dodáváním kyslíku a vody embryím a odstraňování odpadů totiž představují pro samice určité náklady. Játra a ledviny březích samic vykazují vysokou aktivitu kvůli zpracování dusíkatých odpadů plodů (Clark & Siskin, 1955). Vyskytují se zvýšené energetické výdaje na srdeční a dýchací svaly (Demarco, 1992). Birchard *et al.* (1984) naměřili u březích samic užovky proužkované (*Thamnophis sirtulis*) výrazně vyšší tepovou frekvenci než u samic po porodu. Naopak

s dodáváním živin jsou spojené pouze malé výdaje, protože převážná část živorodých druhů plazů je lecitotrofních, tudíž většinu živin pro vývoj embryí ukládá do žloutku už během vitelogeneze (Stewart, 1989).

Náklady na podporu březosti lze vyjádřit jako rozdíl spotřeby kyslíku samice těsně před porodem a součtu spotřeby kyslíku nereprodukcujících se jedinců a maximální spotřeby mláďat. Předpokládá se, že spotřeba kyslíku matky i mláďat je právě v té době největší (Demarco & Guillette, 1992; Robert & Thompson, 2000). Intenzitu metabolismu nereprodukcujících se samic lze získat přímo měřením samic několik týdnů nebo měsíců po porodu, případně ihned po porodu. To ovšem předpokládá, že metabolismus bezprostředně po porodu je skutečně shodný s metabolismem nereprodukcujících se samic (Demarco & Guillette, 1992). Nemusí to ale být pravda, protože nedávná březost či porod může na maternálním metabolismu zanechat zbytkové efekty (Robert & Thompson, 2000). Lze také dosadit hmotnost samice do alometrické rovnice pro dospělé samce, popisující spotřebu kyslíku jako funkci hmotnosti těla (Beuchat & Vleck, 1990), což zase předpokládá, že metabolismus samců a nereprodukcujících se samic je shodný. Mezi studii zabývajícími se metabolickými náklady rozmnožování existují významné rozdíly. Tyto rozdíly mohou být následkem odlišných metod výpočtu jednotlivých složek celkového maternálního metabolismu. Změny v metabolických požadavcích jsou spojené také například s trávením, které může mít za následek dramatické kompenzační změny ve ventilaci (Gilman *et al.*, 2013). Takže například doba postění zvířat před experimentem, která kolísá mezi žádnou až čtyřmi dny, dělá srovnání mezi studii problematické (Munns & Daniels, 2007).

Zvýšený metabolismus pro podporu březosti by u ektotermů mohl být důležitou složkou reprodukčního úsilí, zvláště u živorodých s prodlouženou dobou březosti a tedy s do větší či menší míry vyvinutou placentou. Vejcorodé druhy mohou snést vejce relativně brzy a rychle se vrátit do nereprodukčního stavu a uspořené energie může být investována do růstu, produkce další snůšky nebo tukových rezerv (Robert & Thompson, 2000). Většina vejcorodých šupinatých plazů snáší vejce asi v jedné třetině jejich vývoje, ačkoli může dojít k naklazení výrazně dřív nebo později. Časným snesením se vyhnou zvýšeným požadavkům mláďat na vodu a výměnu plynů spojených s výrazným exponenciálním růstem v druhé půlce embryonálního vývoje (Andrews & Mathies, 2000).

Pokud budeme brát celkový metabolismus samice v pozdní fázi březosti jako 100 %, u korálovcovitého hada *Acanthophis praelongus* byl naměřen klidový metabolismus jako 36,6 %, embryonální metabolismus reprezentoval 37 % a složka na podporu březosti 26,4 %

(Schultz *et al.*, 2008). U scinka *Eulamprus tympanum* tvořila složka na podporu březosti z celkového metabolismu samice na konci březosti 17 %, což představovalo asi 29 % zvýšení nad úroveň metabolismu nereprodukujících se jedinců (Robert & Thompson, 2000). Yue *et al.* (2012) určil u živorodé ještěrky *Eremias multiocellata* cenu březosti v závislosti na teplotě na 12,32 až 19,40 %. Ladyman *et al.* (2003) nicméně u zmije skvrnitě (*Vipera aspis*) při teplotně kontrolovaných podmínkách nenašli rozdíl v hmotnostně nezávislé spotřebě kyslíku mezi březími a nereprodukujícími se samicemi, což je odlišný výsledek od ostatních studií. Ale Dupoué & Lourdais (2014) naměřili u stejného druhu 55 % zvýšení metabolismu mezi časnou a pozdní březostí. Odhady metabolických nákladů na podporu březosti tvořily na konci březosti 13,9 – 14,7 % z celkového metabolismu.

Některé vejcorodé druhy nosí vejce v děloze také nezanedbatelnou dobu, takže spojené náklady také nemusí být malé. Při porovnání intenzity metabolismu gravidních a negravidních samic leguánka stepního (*Sceloporus undulatus*) vztažené k hmotnosti nebyl zjištěn žádný efekt reprodukčního stavu. Metabolismus embryí však byl oproti hmotnostně specifickému metabolismu samic pouze 20 %. Takže po odečtení hodnoty embryonálního metabolismu od celkového metabolismu březí samice vyšlo zvýšení metabolismu tkáněmi samice oproti negravidním samicím na 122 % (Angilletta & Sears, 2000).

Robert & Thompson (2000) při výpočtu nákladů na podporu březosti předpokládali, že tyto náklady jsou konstantní také během vývoje a zvětšují se pouze energetické nároky embryí. Současně však v diskuzi připouští možnost, že tomu tak není a náklady se zvyšují s růstem mláďat. To je pravděpodobné vzhledem k tomu, že embryonální metabolické požadavky v době ovulace jsou minimální a postupně rostou během exponenciálního růstu embryí, což pravděpodobně ovlivňuje požadavky na matku (Dupoué & Lourdais, 2014).

Vliv březosti na spotřebu kyslíku samice může být také způsoben konfliktem mezi prostorovými požadavky vyvíjejících se embryí a stupněm expanze plic matky. Březostí indukované změny v objemu plic by mohly vést ke zvýšení metabolických nákladů na dýchání během březosti. Týká se to především druhů s velkými mláďaty. Snížení objemu plic bylo pozorováno například u leguánka obojkového (*Crotaphytus collaris*) a leguána leopardího (*Gambelia wislizenii*), u kterých ale redukce plic nevedla ke kompenzaci v měřených ventilačních parametrech (Gilman *et al.*, 2013). Podobně tomu je u živorodého scinka uťatého (*Tiliqua rugosa*), jehož mláďata před porodem představují cca 21,6 % z hmotnosti matky. Jak se embrya vyvíjejí, dochází k čím dál většímu stlačování plic a snížení dechového objemu až o 38 %, čímž je omezena ventilace samic, u kterých nebyly pozorovány

žádné kompenzační změny v dechové frekvenci ani v neventilační periodě, tudíž došlo ke snížení minutové ventilace. Nicméně celková intenzita spotřeby kyslíku matky se během březosti nemění. To naznačuje, že maternální spotřeba kyslíku klesá a fetální roste (Munns & Daniels, 2007). Nicméně v pozdější studii na stejném druhu Munns (2013) změny v dechovém schématu pozoroval, a to v minutové ventilaci a dechové frekvenci. Předpokládá, že rozpor s předešlou studií je z důvodu rozdílných tukových rezerv mezi studovanými zvířaty, které mohly zmenšit prostor v tělní dutině pro růst mlád'at. Dále měřil energetické požadavky na dýchání jako proporci klidového metabolismu. Energetická cena dýchání u nereprodukcujících se samic vyšla na cca 20 %, u březích samic 4 týdny před porodem na cca 35 %, u březích samic 1 týden před porodem na cca 63 % a u samice 1 týden po porodu na cca 49 % z klidového metabolismu. Komprese plic by mohla být také částečně zodpovědná i za pozorované snížení rychlosti a vytrvalosti v průběhu březosti (Shine, 1980).

4.3. Metabolismus embryí a novorozenců

Pro určení míry zvýšení metabolismu na podporu březosti je důležité správně určit metabolismus samotných embryí. Pokud není hmotnostně specifická intenzita metabolismu embryí stejná jako u dospělých samic, nelze zvýšení metabolických nákladů zjistit jednoduše srovnáním intenzity metabolismu březích a nebřezích samic. Je potřeba rozlišit, která část metabolismu je mateřská a která mlád'at. Oviparní plazi jsou na zkoumání metabolických nákladů na rozmnožování ideální, protože umožňují měření metabolismu embrya za účelem výpočtu metabolismu matky. Nicméně i zde je možná chyba při měření snůšky po nakladení, protože mohlo dojít ke změně intenzity metabolismu důsledkem zvýšení požadavků na kyslík nebo rozdílným prostředím uvnitř a vně matky (Angilletta & Sears, 2000).

Při odhadu embryonálního metabolismu může u živorodých plazů nastat problém na základě odlišných metod, protože potom není jasné, zda variabilita v pozorovaných metabolických nákladech březosti mezi druhy odráží metodologickou nebo fyziologickou variabilitu. Zavádějící je za tímto účelem měřený metabolismus novorozenců mlád'at, který se může značně lišit od toho embryonálního. Schultz *et al.*, (2008) naměřil metabolismus novorozenců hada smrtonoše severního (*Acanthophis praelongus*) jako 2,9x vyšší než odhadovaný metabolismus embryí. Jeho součet s klidovým metabolismem nereprodukcujících se samic ve většině případů převýšil naměřený celkový metabolismus březí samice krátce před porodem. Oproti tomu u scinka *Eulamprus tympanum* se intenzita metabolismu březí

samice týden před porodem a součet metabolismu novorozených mláďat a matky po porodu nelišila (Robert & Thompson, 2000). To by však zase mohlo odrážet zbytkový efekt březosti nebo vliv procesu porodu na metabolismus samice. U živorodého leguánka *Sceloporus jarrovi* se průměrná spotřeba kyslíku u novorozených mláďat také nelišila od odhadu metabolismu embryí těsně před porodem, ale byla 1,4x větší než ta predikovaná z alometrie pro nereprodukující se dospělce (Vleck, 1990).

Robert s Thompsonem (2000) využili při výpočtu embryonálního metabolismu variabilitu ve velikosti snůšky odečtením spotřeby energie u březích samic s třemi a dvěma mláďaty. Podobně výhodu rozdílů ve velikosti vrhu využili Schultz *et al.* (2008) u smrtonoše severního (*Acanthophis praelongus*) a Yue *et al.* (2012) ve studii na živorodém ještěrce *Eremias multiocellata*.

U živorodého leguánka *Sceloporus jarrovi* Beuchat & Vleck (1990) spočítali metabolismus na podporu březosti pomocí metabolismu embryí odvozeného ze standardní alometrické rovnice pro plazy na 16 – 29 % z celkového metabolismu. Ale k výrazně jiným výsledkům došli u stejného druhu Demarco & Guillette (1992), kteří měřili embryonální metabolismus pomocí *in vitro* techniky, kdy se březí samice usmrtí a embrya jsou opatrně vyjmuta z dělohy se zachovanými plodovými obaly a měřena v respirometru při 30°C. Náklady na podporu březosti takto vyšly pouze na 6,4 % z celkového metabolismu samice, což představuje pouze malou část energetického rozpočtu rozmnožování. Předpoklad, že živorodost je nákladný způsob reprodukce považují za následek podhodnocení metabolismu embryí a dokazují to vlastním srovnáním dvou výše zmíněných metod jeho odhadu. Murphy *et al.* (2010) také použili *in vitro* techniku, pomocí které ověřil, že hmotnost i spotřeba kyslíku embrya roste během březosti exponenciálně. Nicméně *in vitro* technika může embryonální složku metabolismu naopak přecenit. To předpokládají například Robert & Thompson (2000), kteří vypočítali složku na podporu březosti pomocí variability ve velikosti vrhu na 17 %, což je v rozmezí odhadu pomocí alometrické rovnice. Není jasné, nakolik je *in vitro* dostupnost kyslíku rozdílná od vejcovodu a zda by případný rozdíl mohl mít vliv na embryonální metabolismus. Při oviduktální hypoxii bylo prokázáno omezení embryonálního vývoje (Parker & Andrews, 2006), tudíž množství kyslíku *in vitro* by mohlo naopak zvýšit rychlost embryonálního vývoje, což může ovlivnit i embryonální metabolismus (Dyke & Beaupre, 2011).

4.4. Vliv velikosti snůšky na náklady březosti

U živorodé užovky proužkované (*Thamnophis sirtalis*) stoupala spotřeba kyslíku samice úměrně s velikostí vrhu (Birchard *et al.*, 1984). Podobně tomu je u živorodého leguána *Sceloporus jarrovi* (Beuchat & Vleck, 1990). To indikuje, že metabolické požadavky vyvíjejících se embryí jsou hlavní složkou metabolických nákladů spojených s reprodukcí u živorodých plazů. Oproti tomu u vejcorodého druhu *Sceloporus undulatus* nebyla naměřena závislost metabolismu březí samice a velikostí snůšky. Tento výsledek nebyl překvapivý vzhledem k tomu, že embryonální metabolismus představoval pouze malou část přírůstku metabolismu a většinu zvýšení tak tvořil samotný maternální metabolismus (Angilletta & Sears, 2000).

Bleu *et al.* (2012) za účelem odhadu ceny březosti v závislosti na velikosti vrhu chirurgicky odstranili u březích samic viviparní populace ještěrky živorodé (*Zootoca vivipara*) jeden ovidukt s vejci, což zredukovalo velikost vrhu zhruba o polovinu. Předpokládali nižší intenzitu metabolismu u samic s redukovanou snůškou oproti kontrolním, ale žádný takový vliv nezaznamenali. Z toho vyvodili závěr, že udržovací náklady reprodukce jsou na velikosti vrhu nezávislé.

Nicméně na přežívání samic velikost snůšky vliv pravděpodobně má. Demonstrace ceny reprodukce v podobě zvýšení mortality ale může být nepřesná kvůli pozitivní korelaci mezi *life history* znaky, protože jedinci v dobré kondici mohou být dobří jak v rozmnožování, tak v přežívání. Po donucení k větší velikosti snůšky manipulací folikulostimulačním hormonem vykazovaly samice scinka *Niveoscincus microlepidotus* podstatně nižší přežívání oproti nemanipulovaným, kde významný vztah pozorován nebyl (Olsson *et al.*, 2001). Také u bimodálního druhu *Lerista bougainvillii* byl pozorován vliv relativní velikosti snůšky na tělesnou kondici, a to jak u živorodé formy, tak u vejcorodé (Qualls & Shine, 1998).

Pro většinu ještěrů je typické mít snůšky s několika mláďaty, kde počet mláďat roste s velikostí samice. Neobvyklou reprodukční strategií s extrémně redukovanou snůškou jednoho až dvou vajec vykazují především gekoni a anolisi. Předpokládá se, že vznikla buď kvůli redukci relativní velikosti snůšky kvůli minimalizaci fyzické zátěže, například kvůli stromovému způsobu života či usnadnění úniku před predátory, nebo díky selekčnímu tlaku na větší velikost mláďat, přičemž je relativní hmotnost vrhu srovnatelná s druhy s původním způsobem rozmnožování velkou snůškou. Prvním případem jsou anolisi, kteří produkují jedno malé vejce, což je spojené s potenciálem pro časté kladení každé 1 – 2 týdny (Andrews & Rand, 1974; Kratochvíl & Kubička, 2007). Tato strategie ale vyžaduje nutnost být neustále

v reprodukčním režimu. Pokud jsou metabolické náklady na podporu březosti nezávislé na velikosti snůšky, mohou být u druhů s redukovanou snůškou, ale častým rozmnožováním, vysoké oproti druhům s jednou velkou reprodukční událostí za sezónu. Experimentální manipulace na divoké populaci anolise hnědé (*Anolis sagrei*) potvrzuje, že navzdory evoluci redukované snůšky anolisi trpí těžkými náklady na reprodukci v podobě sníženého přežití, růstu i lokomoce (Cox & Calsbeek, 2010).

4.5. Vejcorodost a živorodost

Vejcorodost je reprodukční schéma, kdy samice klade vejce vyvíjející se ve vnějších podmínkách. Oproti tomu živorodé samice zadržují vejce uvnitř reprodukčního traktu a rodí životaschopná mláďata. U šupinatých plazů je vůbec nejvyšší výskyt evolučně nezávislých vzniků živorodosti (asi 100-krát), živorodost zde vznikla mnohem častěji než u všech ostatních obratlovců dohromady. Většina živorodých druhů je lecitotrofní, což znamená, že živiny jsou embryím dodávány ze žloutku (Blackburn, 1999). Tudíž metabolické výdaje vyvíjejících se embryí, definované jako celkové množství energie spotřebované během vývoje, představují ve smyslu proudění energie relativně uzavřený systém, a tak jsou srovnatelné s vejcorodými druhy (Robert & Thompson, 2000).

Některé druhy šupinatých plazů se vyznačují oběma způsoby rozmnožování, vejcorodostí i živorodostí. To je činí ideální pro srovnávací studie, protože se minimalizují efekty fylogenetických a ekologických rozdílů. Jedním z těchto bimodálních druhů je leguánek *Sceloporus aeneus*. Živorodé i vejcorodé formy vykazovaly výrazné zvýšení ve spotřebě kyslíku během gravidity (2 týdny před porodem nebo kladením). U živorodé formy ale bylo toto zvýšení výraznější (Guillette, 1982).

Dalším z bimodálních druhů je ještěrka živorodá (*Zootoca vivipara*). Při umělé indukci porodu u živorodé formy v době kladení vejcorodé formy (cca 30 % celkového vývoje embrya) byl výrazný rozdíl v tělesné kondici mezi reprodukčními formami. Živorodé samice během období nošení vajec společného pro obě formy více přibraly na váze. To může být vysvětleno vyššími nároky pro vejcorodé v období časně reprodukce, zahrnující vitelogenezi a první třetinu vývoje embryí, jako následek tvorby skořápky. Energie ušetřená živorodými samicemi v první třetině nošení mláďat by mohla vyvážit energetické výdaje spojené se zbývajícími dvěma třetinami březosti (Bleu *et al.*, 2012). U bimodálního scinka *Lerista bougainvillii* byl měřen vliv reprodukce na tělesnou kondici po normálním porodu a

kladení a nebyl zaznamenán žádný rozdíl mezi reprodukčními formami, přestože živorodé samice nosily těžší snůšky a po delší dobu (Qualls & Shine, 1998). To by mohlo naznačovat existenci vyvážení mezi časnými náklady (vyšší pro vejcorodé samice) a následujícími pozdními náklady (vyšší pro živorodé samice) (Bleu *et al.*, 2012). Je možné, že přírodní výběr drobně upravil některé morfologické a behaviorální rysy způsobem, aby se vyrovnaly rozdíly v investicích mezi živorodými a vejcorodými formami (Qualls & Shine, 1998). Takovým případem může být pozorovaná větší velikost těla u živorodých forem bimodálních druhů, protože musí nosit větší zátěž a delší dobu než menší vejcorodé formy (Qualls & Shine, 1998; Bleu *et al.*, 2012)

5. Behaviorální vliv rozmnožování

5.1. Změny v termoregulačním chování

Se zvyšující se teplotou se metabolismus plazů zvyšuje (Andrews & Pough, 1985; Appel & Steffen, 2012; Lourdais *et al.*, 2013), teplota tudíž ovlivňuje i některé aspekty embryonálního vývoje. Termoregulační chování samice v průběhu březosti může mít účinek na reprodukční úspěch. Zvláště živorodost poskytuje výhodu, že březí samice mají možnost regulovat teplotu těla, která je vhodná pro vyvíjející se embrya (Beuchat, 1986). Teplota během inkubace může ovlivnit nejen délku inkubace, ale i některé morfologické znaky, jakými je například hmotnost a délka těla mláďat nebo jejich pohybový výkon (Elphick & Shine, 1998). Někdy se optimální teplota pro embryonální vývoj liší od teploty preferované nereprodukcujícími se samicemi a tak je potřeba určitého kompromisu v termoregulačním chování samice, aby vyhověla vlastním termálním požadavkům i mláďatům. Proto u mnohých živorodých plazů samice udržují rozdílnou teplotu těla během březosti (Beuchat, 1986).

Intenzivnější slunění umožňuje březí samici udržet metabolismus na vyšší úrovni oproti nereprodukcujícím se jedincům a urychlit tím vývoj mláďat. Zmije skvrnitá (*Vipera aspis*) vykazovala při zvýšení teploty prostředí z 17,5°C na 32,5°C zvýšení spotřeby kyslíku 2,8krát, ale při kontrolovaných teplotních podmínkách v laboratoři nebyl naměřen žádný výrazný vliv reprodukčního statusu na intenzitu metabolismu. Nicméně v přírodě, díky dramatickému posunu v termální ekologii, březí samice udržovaly v průměru až o 4°C vyšší teplotu těla, čímž metabolismus během březosti zvýšily (Ladyman *et al.*, 2003). Pozorování na šesti druzích australských scinků ukázalo, že se březí samice také sluní víc než samci

(Shine, 1980). Podobně vyšší teplotu vyhledávaly březí samice zmije menší (*Vipera ursinii ursinii*) (Baron *et al.*, 2013), druhu *Elgaria coerulea* z čeledi slepýšovitých (Stewart, 1984) a užovek *Thamnophis ordinoides* (Stewart, 1965), *Thamnophis sirtalis* (Stewart, 1965; Charland, 1995) a *Thamnopsis elegans* (Charland, 1995). Často byla také u březích samic pozorována přesnější termoregulace, tj. efektivnější udržování stálé tělesné teploty (Stewart, 1984; Charland, 1995).

Samice některých druhů naopak během březosti upřednostňují nižší teplotu těla. Termální preference samic leguánka *Sceloporus jarrovi* jsou o zhruba 2°C nižší když jsou březí (Beuchat, 1986). Nižší teplotu těla udržují také březí samice ještěrky živorodé (*Lacerta vivipara*), a to nezávisle na velikosti snůšky (Galliard *et al.*, 2003).

Zdá se, že samotné metabolické náklady na podporu březosti jsou ale relativně fixní a na teplotě prostředí nezávislé, ač na celkový metabolismus a dobu březosti teplota vliv má (Beuchat, 1988). U živorodé ještěrky *Eremias multiocellata* při celkovém poklesu metabolismu spojeném se snížením teploty náklady na podporu březosti zůstaly absolutně stejné, tudíž představovaly větší podíl z celkového metabolismu. Náklady na podporu březosti byly odhadnuty na 4,219; 4,220 a 4,448 mg CO₂·min⁻¹ při teplotách 25, 30 a 35 °C, což představovalo přibližně 19,40; 14,15 a 12,32 % z celkové spotřeby energie (Yue *et al.*, 2012).

5.2. Vliv lokomoce

U mnohých druhů je březost spojena se snížením lokomoce (Adolph, 1991; Goodman, 2006; Shine, 2006), ale důvod není úplně jasný. Samotná váha snůšky může na březí samici působit jako fyzická zátěž, zpomalovat ji a zvyšovat metabolické náklady na pohyb. Ale není to jediný důvod, proč se březí samice mohou pohybovat pomaleji než nereprodukující se jedinci. Někdy ke zpomalení může dojít spíše na základě fyziologických změn než jednoduše zátěží vahou mláďat (Goodman, 2006; Olsson & Shine, 2006). V principu by mohlo být relativně jednoduché zjistit, zda za zpomalení může spíše zátěž nebo fyziologické změny, podle rychlosti obnovy lokomoce samice po porodu nebo naklazení na stav před začátkem reprodukce. Při pouze fyzické zátěži se předpokládá velmi rychlé navrácení do původního stavu, kdežto při fyziologických změnách by obnova rychlosti měla být postupná (Olsson & Shine, 2006).

Studie na několika druzích australských scinků ukázala zpomalení samic, které nosily snůšku, až o 70 – 80 % oproti nereprodukujícím se jedincům stejného druhu. Mobilita se hned po porodu vrátila na stejnou úroveň jako před ovulací, což popírá jako příčinu obecnou ztrátu kondice během březosti nebo fyziologické změny. Snížení rychlosti pravděpodobně bylo i jednou z příčin v přírodě pozorovaného vyššího rizika predace a tudíž snížení pravděpodobnosti budoucí reprodukce (Shine, 1980). Oproti tomu u vejcorodého scinka rudohrdlého (*Carlia rubrigularis*) byl rozsah efektu reprodukce na rychlost běhu podobný u březích samic i samic po naklazení (snížení rychlosti na 27 % a 33 % úrovně nereprodukujících se samic) a rychlost se vracela po porodu na původní úroveň postupně. To naopak naznačuje, že náklady na rychlost spojené s reprodukcí jsou u tohoto druhu spíše primárně způsobeny fyziologickými změnami, než pouze biomechanickou zátěží (Goodman, 2006). Podobně tomu bylo i v případě živorodého scinka *Niveoscincus microlepidotus* u kterého rychlost běhu nebyla větší u samic po porodu oproti samicím před porodem a nekorelovala s velikostí vrhu. Ani návrat do původního stavu nebyl ovlivněn velikostí zátěže (Olsson & Shine, 2006). U užovky kostkované (*Thamnophis marcianus*) došlo také ke snížení lokomoce, ale jeho rozsah koreloval s počtem mláďat a relativní hmotností snůšky. Hned po porodu se rychlost samic výrazně zvýšila, ne vždy ale na původní úroveň (Seigel *et al.*, 1987). Silná negativní korelace mezi rychlostí běhu březích samic a relativní velikostí snůšky byla pozorována u ještěrky živorodé (van Damme *et al.*, 1989).

U scinka *Lerista bougainvillii* vedla březost naopak k rychlejšímu běhu, který byl zapříčiněn změnou únikové taktiky, kdy březí samice zastavovaly a otáčely se méně než nereprodukující se jedinci (Qualls & Shine, 1998). Březí samice scinka *Lampropholis guichenoti* ze dvou sousedních populací dokonce vykazovaly výrazně odlišný efekt reprodukce na lokomoci. Březí samice výrazně snížily rychlost běhu v jedné populaci, kdežto zvýšily v populaci druhé, navzdory reprodukční a morfologické podobnosti a stejné rychlosti nereprodukujících se samic z obou populací (Qualls & Shine, 2006).

Z odlišností vlivu reprodukčního stavu na různé druhy a dokonce populace stejného druhu plyne, že příčina změny rychlosti může být komplexnější a různorodější, než by se mohlo na první pohled zdát. Určitá rozmanitost však není neočekávaná vzhledem k vysoké diverzitě reprodukčních strategií u plazů (Olsson & Shine, 2006).

5.3. Příjem potravy během reprodukce

Některé druhy plazů během reprodukce omezují příjem potravy (Madsen & Shine, 2000). Tento fenomén je obzvláště typický pro *capital breeding* druhy, u nichž dlouhodobé zásoby energie představují hlavní zdroj pro reprodukci (Bonnet *et al.*, 1998). Příjem potravy umožňuje kompenzovat metabolické výdaje a zlepšit poporodní kondici samice. Omezení příjmu potravy potom představuje nepřímou složku reprodukčního úsilí, která je značně energeticky náročná (Lourdais *et al.*, 2002). Nízká úroveň příjmu potravy v přírodě může odrážet zhoršenou schopnost ulovit kořist nebo anorexii způsobenou fyziologickým potlačením chuti k jídlu nebo jednoduše mechanicky redukováným prostorem ve střevě (Gregory *et al.*, 1999).

Jedním z druhů omezujících příjem potravy je zmije skvrnitá (*Vipera aspis*), která v přírodě přestává přijímat potravu během dvou měsíců březosti. V laboratorních podmínkách nicméně březí samice potravu ve většině případů konzumovaly, což vyvrací fyziologický nebo anatomický původ v přírodě pozorované anorexie. Ta je pak spíše následkem behaviorálních změn spojených s březostí. Samice nepřijímající během březosti potravu měly větší úbytek váhy oproti nekrmeným nereprodukujícím se samicím, což naznačuje vysoké metabolické náklady spojené s embryonálním vývojem (Lourdais *et al.*, 2002). Dalším příkladem je krajta hnědá (*Liasis fuscus*), u které se samci postí 6 týdnů, během kterých ztratí cca 17 % váhy, ale samice za 3 měsíce bez potravy sníží hmotnost o cca 44 % a následkem toho trpí zvýšenou mortalitou (Madsen & Shine, 2000). K redukcii příjmu potravy následkem stlačování gastrointestinálního traktu vyvíjejícími se embryi dochází u scinka ut'atého (*Tiliqua rugosa*). Celková váha březí samice se důsledkem snížení příjmu jídla během březosti výrazně nezvyšuje, navzdory zvětšení hmotnosti plodu (Munns & Daniels, 2007).

6. Závěr

Reprodukcí doprovázejí určité energetické výdaje, nicméně zobecňování širokých rozdílů v metabolismu v průběhu celé reprodukce může být poněkud riskantní, protože se nejedná o statický proces a existují různé fyziologické a behaviorální procesy doprovázející gametogenezi a březost, které mají vliv na spotřebu energie reprodukcí se jedinců. Přímé metabolické náklady představující zvýšený metabolismus na podporu březosti zřejmě nejsou dostatečné pro posouzení celkového energetického dopadu reprodukce (Dupoué & Lourdais, 2014). Změny v termoregulaci také přispívají ke zvýšení metabolismu, zvláště u druhů, které si během březosti vybírají vyšší teplotu těla (Ladyman *et al.*, 2003). Energetickou bilanci může hýbat také velikost snůšky (Birchard *et al.*, 1984; Beuchat & Vleck, 1990) nebo příjem potravy (Bonnet *et al.*, 1998; Madsen & Shine, 2000; Lourdais *et al.*, 2002).

Metabolické náklady na podporu březosti vyšly jako významné v odhadech u různých druhů šupinatých plazů (Beuchat & Vleck, 1990; Angilletta & Sears, 2000; Robert & Thompson, 2000; Schultz *et al.*, 2008; Yue *et al.*, 2012; Dupoué & Lourdais, 2014), v jiných studiích nicméně za významné považovány nejsou (Demarco & Guillette, 1992; Dyke & Beaupre, 2011). Někdy dokonce různí autoři došli k odlišným výsledkům u stejného druhu (Demarco & Guillette, 1992; Dupoué & Lourdais, 2014). Není vždy úplně jasné, zda tyto neshody pramení z odlišností mezi jednotlivými druhy a populacemi, nebo spíše z metodologických rozdílů. Možné je však obojí.

Nová experimentální data by mohla pomoci lépe objasnit náklady na reprodukci. Jako ideální se mi jeví měřit metabolismus březí samice nejen těsně před porodem, ale kontinuálně během celé doby reprodukce a porovnávat jej s metabolismem nereprodukcí se samic a během toho odhadnout velikost embryí a jejich metabolismus. Měření metabolismu právě narozených mláďat pro určení embryonálního metabolismu je podle mě nepřesné a vede k podhodnocení nákladů na reprodukci. Dále by bylo dobré sledovat i reprodukční status samice, například kdy přesně došlo k ovulaci značící konec vitelogeneze. Budoucí studie by mohly při měření na již dříve měřených druzích porovnat výsledky s předchozími studiemi a tím vyloučit či potvrdit vliv metodologických rozdílů. Nicméně pro měření nákladů na reprodukci považuji za nejvíce vhodné bimodální druhy, u kterých kromě srovnávání jedinců v různém reprodukčním stavu lze také porovnat vejcorodé a živorodé formy. Optimálně by druh také neměl přijímat během reprodukce potravu, aby měření metabolismu nebylo ovlivněno trávením. Budoucí studie na druzích přijímajících během reprodukce potravu by se měly alespoň sjednotit v době postění před měřeními.

7. Použitá literatura

- Andrews, R. M., & Mathies, T. (2000).** Natural history of reptilian development: constraints on the evolution of viviparity. *BioScience*, 50, 227 - 238.
- Andrews, R. M., & Pough, F. H. (1985).** Metabolism of squamate reptiles: allometric and ecological relationships. *Physiological Zoology*, 58, 214–231.
- Andrews, R., & Rand, A. S. (1974).** Reproductive effort in anoline lizards. *Ecology*, 55, 1317–1327.
- Angilletta, M. J., & Sears, M. W. (2000).** The metabolic cost of reproduction in an oviparous lizard. *Functional Ecology*, 14, 39-45.
- Appel, A. G., & Steffen, J. E. (2012).** The effect of temperature on standard metabolic rate of brown anoles. *Amphibia-Reptilia*, 33, 297–302.
- Baron, J.-P., Le Galliard, J.-F., Ferrière, R., & Tully, T. (2013).** Intermittent breeding and the dynamics of resource allocation to reproduction, growth and survival. *Functional Ecology*, 27, 173–183.
- Beaupre, S. J., & Duvall, D. (1998).** Variation in oxygen consumption of the western diamondback rattlesnake (*Crotalus atrox*): implications for sexual size dimorphism. *Journal of Comparative Physiology B: Biochemical, Systemic, and Environmental Physiology*, 168, 497–506.
- Bell, G. (1980).** The costs of reproduction and their consequences. *American Naturalist*, 116, 45–76.
- Beuchat, C. A. (1986).** Reproductive influences on the thermoregulatory behavior of a live-bearing lizard. *Copeia*, 1986, 971–979.
- Beuchat, C. A. (1988).** Temperature effect during gestation in a viviparous lizard. *Journal of Thermal Biology*, 13, 135–142.
- Birchard, G. F., Black, C. P., Schuett, G. W., & Black, V. (1984).** Influence of pregnancy on oxygen consumption, heart rate and hematology in the garter snake: implications for the “cost of reproduction” in live bearing reptiles. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology*, 77, 519–523.
- Blackburn, D.G. (1999a).** Viviparity and oviparity: evolution and reproductive strategies. *Encyklopedia of Reproduction*, 4, 994-1003
- Bleu, J., Heulin, B., Haussy, C., Meylan, S., & Massot, M. (2012).** Experimental evidence of early costs of reproduction in conspecific viviparous and oviparous lizards. *Journal of Evolutionary Biology*, 25, 1264–1274.

- Bleu, J., Massot, M., Haussy, C., & Meylan, S. (2012).** Experimental litter size reduction reveals costs of gestation and delayed effects on offspring in a viviparous lizard. *Proceedings of the Royal Society: Biological Sciences*, 279, 489–498.
- 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. (2001).** Short-term versus long-term effects of food intake on reproductive output in a viviparous snake, *Vipera aspis*. *Oikos*, 92, 297–308.
- Bonnet, X., Naulleau, G., & Lourdais, O. (2000).** Benefits of complementary techniques: using capture-recapture and physiological approaches to understand costs of reproduction in the aspic viper (*Vipera aspis*). *Biology of the vipers*, 2002, 483–495
- Beuchat, C. A., & Vleck, D. (1990).** Metabolic consequences of viviparity in a lizard, *Sceloporus jarrovi*. *Physiological Zoology*, 63, 555–570.
- Clark, B., & Siskin, B. F. (1955).** Nitrogenous excretion by embryos of the viviparous snake *Thamnophis s. sirtalis* (L.). *Journal of Experimental Biology*, 33, 384–393
- Cox, R. M., & Calsbeek, R. (2010).** Severe costs of reproduction persist in anolis lizards despite the evolution of a single-egg clutch. *Evolution*; 64, 1321–1330.
- Damme, R. Van, Bauwens, D., & Verheyen, R. F. (1989).** Effect of relative clutch mass on sprint speed in the lizard *Lacerta vivipara*. *Journal of Herpetology*, 23, 459–461.
- DeMarco, V. (1993).** Metabolic rates of female viviparous lizards (*Sceloporus jarrovi*) throughout the reproductive cycle: do pregnant lizards adhere to standard allometry? *Physiological Zoology*, 166–180.
- Demarco, V., & Guillette, L. (1992).** Physiological cost of pregnancy in a viviparous lizard (*Sceloporus jarrovi*). *Journal of Experimental Zoology*, 262, 383–390.
- Dupoué, A., & Lourdais, O. (2014).** Relative reproductive effort drives metabolic changes and maternal emaciation during pregnancy in a viviparous snake. *Journal of Zoology*, 293, 49–56.
- Dyke, J. U. Van, & Beaupre, S. J. (2011).** Bioenergetic components of reproductive effort in viviparous snakes: costs of vitellogenesis exceed costs of pregnancy. *Comparative Biochemistry and Physiology, Part A*, 160, 504–515.
- Moller, A. P. (1989).** Ejaculate quality, testes size and sperm production in mammals. *Functional Ecology*, 3, 91–96.
- Elphick, M. J., & Shine, R. (1998).** Longterm effects of incubation temperatures on the morphology and locomotor performance of hatchling lizards (*Bassiana duperreyi*, Scincidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 63, 429–447.

- Gilman, C. A., Candelaria, G., Gershman, B., Norenberg, J. P., & Wolf, B. O. (2013).** Respiratory biology during gravidity in *Crotaphytus collaris* and *Gambelia wislizenii*. *Journal of Herpetology*, *47*, 262–269.
- Goodman, B. A. (2006).** Costs of reproduction in a tropical invariant-clutch producing lizard (*Carlia rubrigularis*). *Journal of Zoology*, *270*, 236–243.
- Gregory, P. T., Crampton, L. H., & Skebo, K. M. (1999).** Conflicts and interactions among reproduction, thermoregulation and feeding in viviparous reptiles: are gravid snakes anorexic? *Journal of Zoology*, *248*, 231–241.
- Grigg, G. C., & Harlow, P. (2006).** A fetal-maternal shift of blood oxygen affinity in an Australian viviparous lizard, *Sphenomorphus quoyii*, (Reptilia, Scincidae). *Journal of Comparative Physiology*, *142*, 495–499.
- Guillette, L. J. (1982).** Effects of gravidity on the metabolism of the reproductively bimodal lizard, *Sceloporus aeneus*. *Journal of Experimental Zoology*, *223*, 33–36.
- Hayward, A., & Gillooly, J. F. (2011).** The cost of sex: quantifying energetic investment in gamete production by males and females. *PloS One*, *6*, e16557.
- Charland, M. B. (1995).** Thermal consequences of reptilian viviparity: thermoregulation in gravid and nongravid garter snakes (*Thamnophis*). *Journal of Herpetology*, *29*, 383–390.
- Kenagy, G. J., & Trombulak, S. C. (1986).** Size and function of mammalian testes in relation to body size. *Journal of Mammalogy*, *67*, 1–22.
- Kratochvíl, L., & Kubička, L. (2007).** Why reduce clutch size to one or two eggs? Reproductive allometries reveal different evolutionary causes of invariant clutch size in lizards. *Functional Ecology*, *21*, 171–177.
- Ladyman, M., Bonnet, X., Lourdais, O., Bradshaw, D., & Naulleau, G. (2003).** Gestation, thermoregulation, and metabolism in a viviparous snake, *Vipera aspis*: evidence for fecundity-independent costs. *Physiological and Biochemical Zoology: PBZ*, *76*, 497–510.
- Le Galliard, J-F., Le Bris, M., Clobert, J. (2003).** Timing of locomotor impairment and shift in thermal preferences during gravidity in a viviparous lizard. *Functional Ecology*, *17*, 877–885.
- Lourdais, O., Bonnet, X., & Doughty, P. (2002).** Costs of anorexia during pregnancy in a viviparous snake (*Vipera aspis*). *Journal of Experimental Zoology*, *292*, 487–493.
- Lourdais, O., Guillon, M., Denardo, D., & Blouin-Demers, G. (2013).** Cold climate specialization: adaptive covariation between metabolic rate and thermoregulation in pregnant vipers. *Physiology & Behavior*, *119*, 149–55.
- Madsen, T., & Shine, R. (2000).** Energy versus risk : costs of reproduction in free-ranging pythons in tropical Australia, *Austral Ecology*, *25*, 670–675.

- Moller, A. P. (1991).** Sperm competition, sperm depletion, paternal care, and relative testis size in birds. *American Naturalist*, 882-906.
- Munns, S., & Daniels, C. (2007).** Breathing with big babies: ventilation and oxygen consumption during pregnancy in the lizard *Tiliqua rugosa*. *Physiological and Biochemical Zoology : PBZ*, 80, 35–45.
- Munns, S. L. (2013).** Gestation increases the energetic cost of breathing in the lizard *Tiliqua rugosa*. *The Journal of Experimental Biology*, 216, 171–80.
- Murphy, B. F., Parker, S. L., Murphy, C. R., & Thompson, M. B. (2010).** Angiogenesis of the uterus and chorioallantois in the eastern water skink *Eulamprus quoyii*. *Journal of Experimental Biology*, 213, 3340–7.
- 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 of London. Series B: Biological Sciences*, 264, 455-459.
- Olsson, M., Shine, R., & Bak-Olsson, E. (2000).** Locomotor impairment of gravid lizards: is the burden physical or physiological?. *Journal of Evolutionary Biology*, 13, 263-268.
- Olsson, M., Shine, R., & Wapstra, E. (2001).** Costs of reproduction in a lizard species: a comparison of observational and experimental data. *Oikos*, 93, 121–125.
- Parker, S. L., & Andrews, R. M. (2006).** Evolution of viviparity in sceloporine lizards: in utero PO₂ as a developmental constraint during egg retention. *Physiological and Biochemical Zoology*, 79, 581–92.
- Qualls, C. P., & Shine, R. (1998).** Costs of reproduction in conspecific oviparous and viviparous lizards, *Lerista bougainvillii*. *Oikos*, 82, 539–551.
- Qualls, F. J., & Shine, R. (1997).** Geographic variation in ‘costs of reproduction’ in the scincid lizard *Lampropholis guichenoti*. *Functional Ecology*, 11, 757-763.
- Robert, K. a, & Thompson, M. B. (2000).** Energy consumption by embryos of a viviparous lizard, *Eulamprus tympanum*, during development. *Comparative Biochemistry and Physiology. Part A, Molecular & Integrative Physiology*, 127, 481–6.
- 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.
- Shine, R. (1980).** “ Costs” of reproduction in reptiles, *Oecologia*, 46, 92–100.
- Shine, R. (2005).** Life-history evolution in reptiles. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 36, 23–46.
- Shine, R. (2006).** Locomotor speeds of gravid lizards : placing “costs of reproduction” within an ecological context, *Functional Ecology*, 17, 526–533.

- Schultz, T. J., Webb, J. K., & Christian, K. a. (2008).** The physiological cost of pregnancy in a tropical viviparous snake. *Copeia*, 2008, 637–642.
- Stewart, G. R. (1965).** Thermal ecology of the garter snakes *Thamnophis sirtalis concinnus* (Hallowell) and *Thamnophis ordinoides* (Baird and Girard). *Herpetologica*, 81-102.
- Stewart, J. R. (1984).** Thermal biology of the live bearing lizard *Gerrhonotus coeruleus*. *Herpetologica*, 349-355.
- Stewart, J. R. (1989).** Facultative placentotrophy and the evolution of squamate placentation: quality of eggs and neonates in *Virginia striatula*. *American Naturalist*, 111-137.
- Yue, F., Tang, X. L., Zhang, D. J., Yan, X. F., Xin, Y., & Chen, Q. (2012).** Body temperature and standard metabolic rate of the female viviparous lizard *Eremias multiocellata* during reproduction. *Canadian Journal of Zoology*, 90, 79-84.