

Univerzita Karlova v Praze
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie
Studijní obor: Ekologie



Bc. Jan Kubát

Vliv maternálních efektů na evoluci velikosti gekonů

Influence of maternal effect on body size evolution in gekos

Diplomová práce

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

Praha, 2015

Prohlášení

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

V Praze dne:

podpis:.....

Abstrakt

V diplomové práci byl testován potenciál maternálních vlivů na evoluci velikosti těla u dvou modelových skupin gekonů s velkou mezidruhovou variabilitou ve velikosti. Vliv manipulace obsahu žloutku ve vejci, a tedy i maternálního efektu na evoluci velikosti těla byla prokázána u obou druhů, tedy *Paroedura picta* a *Goniurosaurus lichtenfelderi*, pouze v případě čerstvě vylíhlých mláďat. Dospělí manipulovaní jedinci již nevykazovali statisticky významné rozdíly ve velikosti oproti nemanipulovaným kontrolním jedincům. Oba druhy gekonů tedy vykazují kompenzační růst a jejich konečná velikost v dospělosti je dána pravděpodobně především geneticky.

Klíčová slova: maternální efekt, manipulace obsahu vejce, alometrické inženýrství, růst, *Paroedura picta*, *Goniurosaurus lichtenfelderi*

Abstract

In this diploma thesis has been tested potential of maternal influences on body growth at two model groups of geckos with large interspecific body size variability. The effect of egg manipulation to hatchling size was proved to be significant for hatchlings at both model species *Paroedura picta* and *Goniurosaurus lichtenfelderi*. However, in adult animals, there were no more significant body size differences caused by egg manipulation. It leads to conclusion that both species of geckos have compensatory growth and its adult size is likely to be primarily genetically determined.

Key words: maternal effect, egg manipulation, body growth, allometric engineering, *Paroedura picta*, *Goniurosaurus lichtenfelderi*

Poděkování

Rád bych zde v první řadě poděkoval svému školiteli, doc. Mgr. Lukášovi Kratochvílovi, Ph.D., za cenné rady a velikou ochotu a pomoc při zpracovávání této diplomové práce. Dále bych rád poděkoval klukům z chovů, Mgr. Janu Červenkovi, Ph.D., a Mgr. Lukášovi Kubičkovi, Ph.D., za trpělivost při mém ne vždy stoprocentně úspěšném chovatelském snažení a za přísun pokusných zvířat. Nakonec bych chtěl poděkovat všem ostatním z našeho týmu, za bezvadnou atmosféru v průběhu trávení času v chovech a samozřejmě také mojí rodině, která mě vždy v mém snažení maximálně podporovala.

Děkuji!

Obsah

1.	ÚVOD.....	7
1.1	FENOTYPOVÁ PLASTICITA.....	7
1.1.1	Vliv fenotypové plasticity na fenotyp jedince.....	7
1.1.2	Závislost fenotypové plasticity na predaci.....	8
1.1.3	Závislost fenotypové plasticity na teplotě.....	9
1.1.4	Závislost fenotypové plasticity na okolním prostředí.....	10
1.1.5	Závislost fenotypové plasticity na kvalitě a množství potravy.....	11
1.1.6	Závislost fenotypové plasticity na parazitismu.....	13
1.2	MATERNÁLNÍ EFEKT.....	13
1.2.1	Vliv hormonů matky na fenotyp jedince.....	13
1.2.2	Vliv maternálního efektu na velikost vejce.....	14
1.2.3	Vliv maternálního efektu na velikost v dospělosti.....	15
1.2.4	Vliv okolního prostředí na maternální efekt.....	16
1.2.5	Vliv maternálního efektu na pohlaví jedince.....	16
1.3	VYBRANÉ FAKTORY OVLIVŇUJÍCÍ VELIKOST JEDINCE.....	18
1.3.1	Růst.....	18
1.3.2	Pohlavní dimorfismus.....	21
1.3.3	Velikost vejce a mláďete.....	22
1.4	ALOMETRICKÉ INŽENÝRSTVÍ.....	25
1.5	CÍLE PRÁCE.....	27
2	MATERIÁL A METODIKA.....	28
2.1	POPIS POKUSU.....	28
2.2	MATERIÁL.....	29
2.2.1	MANIPULACE VAJEC.....	29
2.2.2	PODMÍNKY CHOVU.....	29
2.2.3	POKUSNÍ JEDINCI.....	30
2.3	SBĚR A ANALÝZA DAT.....	31
3	VÝSLEDKY.....	32
3.1	<i>Paroedura picta</i>	32
3.1.1	Vliv velikosti vejce na fenotyp jedince.....	32
3.1.2	Vliv manipulace na fenotyp jedince.....	32
3.1.3	Vliv identity matky na fenotyp jedince.....	33
3.1.4	Vliv pohlaví na fenotyp jedince.....	33
3.1.5	Vliv doby inkubace na fenotyp jedince.....	34
3.1.6	Vliv manipulace na mortalitu jedinců.....	35

3.2	<i>Goniurosaurus lichtenfelderi</i>	36
3.2.1	Vliv velikosti vejce na fenotyp jedince.....	36
3.2.2	Vliv manipulace na fenotyp jedince	36
3.2.3	Vliv identity otce na fenotyp jedince	37
3.2.4	Vliv stáří na fenotyp jedince	37
3.2.5	Vliv pohlaví na fenotyp jedince	38
3.2.6	Vliv doby inkubace na fenotyp jedince	38
4	DISKUZE	39
5	ZÁVĚR.....	42
	PŘÍLOHY	43
	SEZNAM POUŽITÉ LITERATURY	48

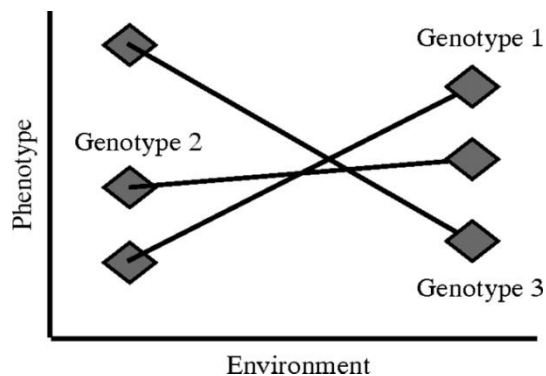


1. ÚVOD

1.1 FENOTYPOVÁ PLASTICITA

1.1.1 Vliv fenotypové plasticity na fenotyp jedince

Fenotypová plasticita, tj. schopnost jednoho **genotypu** (informace uložené v genech jedince) vykazovat variabilní **fenotypy** (například zbarvení, velikost aj.) v různých prostředích (obr. 1), je u organismů poměrně běžná a je často vysoce adaptivní. Stav, kdy jeden genotyp odpovídá více fenotypům realizovaným v různém prostředí, říkáme **polyfénie** (fenotypová plasticita). Častým stavem



Obrázek č. 1: Zobrazeny jsou tři genotypy ve dvou různých prostředích, kdy genotyp 1 a 3 vykazují vysokou fenotypovou plasticitu, a genotyp 2 nízkou (Massimo Pigliucci et al. 2006)

však také je, že různá prostředí či genotypy nevedou k variabilitě k fenotypu – pak hovoříme o tzv. **kanalizaci** (značně kanalizovaný je např. genotyp 2 v obrázku č. 1). Fenotypová plasticita se může projevit jako změna ve fyziologii, morfologii, biochemických procesech, životních strategiích (life-histories) a chování.

K vyvolání plasticity můžou sloužit prakticky všechny abiotické nebo biotické faktory a výsledné změny mohou mít víceméně jakýkoliv vliv na konkrétního jedince – některým může být velmi prospěšná (získají evoluční výhodu), jiným naopak může velmi škodit. Mohou tak vznikat nejrůznější fenotypy. Velmi důležitou roli ve fenotypové plasticitě samozřejmě hrají molekulární mechanismy – načasování transkripce, translace, enzymatické a hormonální regulace, které poté vyvolávají odpovídající lokální nebo systémové reakce. Je samozřejmé, že organismy nemohou cíleně přepisovat svoji DNA, jak se jim zachce, jejich buňky ale mohou např. metylací pozměnit míru exprese určité části genomu. Tyto modifikace

už být mohou dědičné (Dias a Ressler 2014). Genetická informace tedy zůstává nezměněna, ale exprese různé části dědičné informace tak může být oddělená a tím pádem i odlišná.

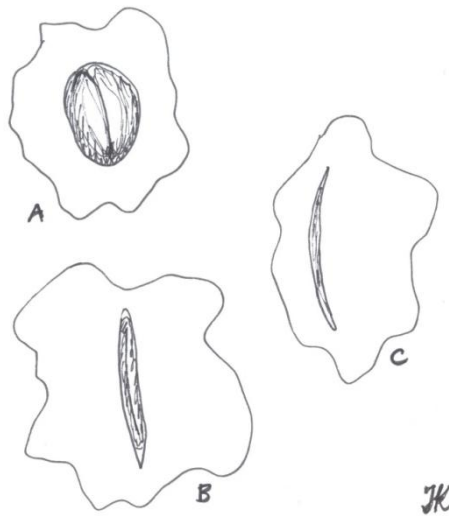
Příkladem může být pokus, kdy laboratorní potkani byli v nulté generaci naučeni získat strach z určitých chemických látek (propanonu a acetofenonu) – to bylo provedeno jednoduchým Pavlovovským pokusem, kdy při přičichnutí k určité látce dostal potkan elektrickou ránu. Tak se u samců vytvořil strach z určitého pachu. Potomci těchto samců poté cítili strach ze stejných látek, kterých se jejich otcové báli. Dále bylo prokázáno, že potomci jsou také k pachu propanonu a acetofenonu citlivější v daleko menších koncentracích než kontrolní jedinci – prokázalo se, že části mozku zodpovědné za vnímání těchto pachů, byly u potomků více zvětšené než u zvířat nevystavených pokusným látkám (Dias a Ressler 2014). Vysvětlením, jak se tato citlivost přenáší z generace na generaci je, že spermie otců prošli nepříjemnou zkušeností s acetofenonem si nesou dobře patrný marker v DNA. Gen pro čichový receptor citlivý k acetofenonu (Olf151) je u nich méně metylovaný. Mechanismus přenosu této informace z mozku otce do jeho spermií však zatím ještě objasněn není.

Mnohé hypotézy o přínosech, nákladech a vzniku fenotypové plasticity zůstávají neprobádané. Jedno je ale jisté – ekologické důsledky plasticity se projevují od drobných variací v rámci jednoho druhu a jednotlivých nepřímých účinků až po zprostředkování mezidruhových interakcí a ovlivnění celých ekosystémů. Fenotypová plasticita může také usnadnit evoluční změnu – je to tedy prostředek k vytváření evolučních novinek (Jarrett 2009, Shreeve 1987, Weaver a Ingram 1969).

1.1.2 Závislost fenotypové plasticity na predaci

Předpokládá se, že fenotypová plasticita je obecně důležitější pro méně pohyblivé organismy jelikož ti více pohybliví se mohou snadněji přemístit z nepříznivého prostředí do příznivějšího (Jarrett 2009). Jedním z příkladů fenotypové plasticity u méně pohyblivých živočichů závislé na predaci je tvar schránky u vilejšů *Chthamalus fissus* žijících u pobřeží

Kalifornského zálivu v Mexiku. Vyskytují se celkem tři formy – první s oválným otvorem (*oval*), druhá s úzkým otvorem (*narrow*) a třetí s otvorem ohnutým na stranu (*bent*) – viz obrázek č. 2. V rámci pokusu byli vilejší v laboratorních podmínkách vystaveni přítomnosti přirozeného predátora – dravého plže *Mexcanthina lugubris*. V akváriích s plžem se postupem času daleko častěji začaly objevovat formy s úzkým a postranním otvorem jako reakce na přítomnost plže, který se do těchto forem hůře dostával (Jarrett 2009).



Obrázek č. 2: Závislost fenotypu na predaci u vilejše *Chthamalus fissus*. Na obrázku jsou tři fenotypy: A) oval, který vzniká v prostředí bez dravých plžů, a B) narrow a C) bent, které vznikají v prostředí, kde se vyskytují draví plži (Kubát J. podle Jarrett 2009)

1.1.3 Závislost fenotypové plasticity na teplotě

Prasata z jednoho vrhu chovaná v rozdílných teplotách (5 °C a 35 °C) vykazovala různé morfologické znaky odpovídající takzvanému Allenovu (v chladnějším prostředí mají zvířata menší tělní výrůstky) a Bergmannovu (v chladnějším prostředí je poměr hmotnosti a povrchu těla menší než v teplejším) pravidlu. Selata z chladnějším prostředí vyrostla kratší, silnější a měla menší uši a končetiny a byla samozřejmě i více osrstěná, než selata z teplejším prostředí (Weaver a Ingram 1969).

1.1.4 Závislost fenotypové plasticity na okolním prostředí

Rozmnožovací strategie příbuzných jedinců stejného druhu mohou být také ovlivněné prostředím. Samci okáče pýrového (*Pararge aegeria*) mají v zalesněné krajině krajně vyhraněné rozmnožovací strategie – buď na samici vyčkávají, a hlídají si svůj okrsek, anebo ji aktivně vyhledávají. V otevřené zemědělské krajině pak samci využívají obě tyto strategie dohromady (Shreeve 1987).



Obrázek č. 3: bezblanka (*Pristimantis mutabilis*) umí změnit fenotyp svoji kůže z ostnitě na hladkou (a zpět) během několika minut (Kubát J. podle Guayasamin et al. 2015)

Drobná žába bezblanka (*Pristimantis mutabilis*) z ekvádorských And je potom schopná měnit strukturu kůže od bradavičnaté až po úplně hladkou v závislosti na prostředí, ve kterém se zrovna v aktuálním čase nachází a to během několika minut (Guayasamin et al. 2015). Změnu struktury kůže používá především k maskování – žabka s ostny na hřbetě dokáže velmi dobře imitovat mechové rostlinky (obrázek č. 3). Podobnou schopnost jako bezblanky mají také obecně známí chameleoni, u nichž však dochází k rychlým změnám zbarvení kůže, nikoliv však jejich struktury (obrázek č. 4).



Obrázek č. 4: Chameleoni – jako například chameleon kobercový (*Furcifer lateralis*) – mají známou schopnost měnit barvu kůže v závislosti na okolním prostředí nebo aktuálním emocionálním rozpoložení (Kubát J.)

1.1.5 Závislost fenotypové plasticity na kvalitě a množství potravy

Fenotypová plasticita **trávicího systému** umožňuje některým živočichům rychlou odpověď na změny ve složení potravy. Mláďata vrabců domácích (*Passer domesticus*) jsou v prvních dnech rodiči krmena převážně živočišnou stravou bohatou na bílkoviny a tuky a po pár dnech od vylíhnutí začínají rodiče pomalu přidávat i stravu rostlinnou. Jednoduchým pokusem však bylo prokázáno, že ptáčata, která byla od vylíhnutí krmena stravou s vysokým obsahem škrobu, měla ve střevech až dvakrát vyšší obsah maltázy, než ptáčata, která byla krmena živočišnou stravou. Produkce maltázy ve střevě tudíž pravděpodobně není dána geneticky, ale je to odpověď na aktuální nabízenou stravu (Brzęk et al. 2009). Pokusy s všežravým jihoamerickým vačnatcem kolokolem (*Dromiciops gliroides*) také prokázaly, že zaživací trakt jedinců krmených jednostrannou stravou se dokáže těmto podmínkám přizpůsobit a jejich tenké střevo produkovalo více maltázy (štěpící škrob) u jedinců na rostlinné stravě nebo více aminopeptidázy-N u jedinců na živočišné stravě (Cortés et al. 2011). Potrava, která je málo bohatá na živiny, a obsahuje mnoho nestravitelných částí, zase nutí živočichy, aby jí zkonzumovali daleko větší množství. Tento jev je známý například u hraboše prériového (*Microtus ochrogaster*), kdy jedinci, kteří byli krmeni stravou bohatou na vlákninu jí zkonzumovali větší množství, a došlo u nich i k morfologickým změnám, kdy se prodloužilo tenké střevo, aby tak docházelo k efektivnějšímu příjmu živin (Hammond a Wunder 1991). U pískomilů mongolských (*Meriones unguiculatus*) kromě prodloužení tenkého střeva dochází při málo výživné stravě k poklesu produkce trávicích enzymů – což by mohlo vysvětlovat nutnost prodloužení střeva (Liu a Wang 2007). U křepelky japonské (*Coturnix japonica*) strava bohatá na vlákninu poměrně rychle způsobí zvětšení svalnatého žaludku až na dvojnásobek (Starck 1999). Tato změna však je reverzibilní, po přechodu na stravitelnější potravu se žaludek opět zmenší. U samců kachničky karolínské (*Aix sponsa*) se v době od podzimu do jara, kdy přijímají méně vlákniny v potravě, pravidelně zmenšuje

průměrná velikost jater, žaludku, tenkého, slepého i tlustého střeva. U samic potom velikost jater, tenkého a slepého střeva vzrůstá pravidelně koncem léta, jako reakce na doplňování zásob po hnízdění a samozřejmě i v době kladení vajec. Velikost trávicích orgánů se naopak zmenšuje v době inkubace vajec a v době námluv, kdy na příjem potravy nemají dospělí jedinci příliš příležitostí (Drobney 1984). Nejen složení potravy, ale její potřeba v průběhu roku ovlivňuje fenotyp jedinců. V období laktace se samicím osmáků degu (*Octodon degus*) zvětšuje velikost jater, tenkého, slepého a tlustého střeva o 15- 35 % – v reakci na vyšší spotřebu energie při produkci mléka. Zajímavé ale je, že produkce trávicích enzymů se v průběhu roku nemění a vždy odpovídá složení přijímané potravy. Také dochází ke ztenčení tukových zásob, oproti kontrolním nerozmnožujícím se samicím (Naya et al. 2008). Rekordmanem ve změně velikosti orgánů během několika málo dní je patrně krajta tmavá (*Python molurus bivittatus*), u které po pozření potravy dochází do tří dnů až k trojnásobnému zvětšení jejího tenkého střeva. Zajímavé je, že růst buněk je konstantní a trvá až týden, co krajta potravu pozřela - střevo se v tu dobu již pomalu opět zmenšuje (Starck a Beese 2001). Další živočichové nemění kvůli podmínkám pouze velikost svých orgánů, ale rovnou se vydávají cestou **změny velikosti celkové**. Ježovka (*Diadema antillarum*) je například schopná během několika týdnů výrazně zmenšit či zvětšit svoji velikost v závislosti na tom, v jak bohatém prostředí na potravu se nachází (Don 1989). Podobně na nedostatek potravy po dobu jevu El-Niño prý reagují i leguáni mořští (*Amblyrhynchus cristatus*). V nepříznivém roce, kdy se voda ohřeje a řasy rostou pomaleji, se mohou leguáni zkrátit svoji délku těla, SVL (snouth-vent length) i více než o 6 cm – a tito leguáni, kteří v nepříznivém roce zmenšili svoji velikost, mají daleko vyšší šanci na přežití, než ti, kteří investovali svoje zásoby do růstu (Wikelski a Thom 2000).

1.1.6 Závislost fenotypové plasticity na parazitismu

Změna fenotypu může být také odpovědí na parazitismus. V případě přítomnosti parazita dojde často k vyšší investici jedince do rozmnožování. Hrotnatky (*Daphnia magna*) vystavené mikrosporidiím produkují v první fázi infekce více potomstva, aby vyrovnaly případné ztráty (Chadwick a Little 2005). U myši domácí (*Mus musculus*) napadené střevním parazitem měchovcem (*Heligmosomoides polygyrus*) dojde díky infekci ke snížení schopnosti střevních buněk vstřebávat živiny z potravy (hlavně glukózu) – následkem toho dojde k prodloužení střeva a nárůstu počtu buněk schopných transportu, aby se jedinci dostávalo stále stejného množství živin (Kristan a Hammond 2003).

1.2 MATERNÁLNÍ EFEKT

Maternální efekt je speciální případ fenotypové plasticity, kdy fenotyp organismu je ovlivněný nejen genotypem a prostředím, ve kterém žije, ale také matkou onoho organismu, která optimalizuje fenotyp potomků na prostředí, ve kterém sama žila. Jedinci, kteří žijí v bohatém prostředí na zdroje, tuto svojí dobrou kondici přenášejí i na svoje potomky.

1.2.1 Vliv hormonů matky na fenotyp jedince

Jedním z možných mechanismů maternálního efektu je alokace hormonů do vaječ. Například byly prokázány korelace mezi množstvím androgenů ve vajíčku a zvýšenou životaschopností mláďat. V raném embryonálním vývoji u zebřičky pestré (*Taeniopygia guttata*) byl prokázán výskyt androgenních receptorů v zadní části mozku zodpovědných za rozvoj svalových komplexů napomáhající líhnutí a rozvoj žadonivého chování při krmení rodičů (Godsave et al. 2002), což samozřejmě ovlivní následný růst mláďat po vylíhnutí. U kanárů (*Serinus canaria f. domestica*) se z vajíček obsahujících více androgenů se vyvíjejí sociálně dominantnější jedinci (Tanvez et al. 2008). Pouze však matky v dobré kondici si

mohou vyšší investici androgenů do vajíček dovolit. Studie prokázala, že matky jiříček obecných (*Delichon urbica*) s oslabenou imunitou kladly vajíčka s nižším obsahem androgenů než kontrolní samice, což dokazuje poměrně vysoké náklady (Gil et al. 2006).

1.2.2 Vliv maternálního efektu na velikost vejce

Velikost vejce je v životě jedince velmi důležitá, neboť jedinec od matky získává počáteční zdroje energie pro svůj vývin. Tato počáteční mateřská investice hluboce ovlivní následující život jejího potomka a často rozhodne o jeho dalším osudu. Nejdůležitějším faktorem je v tomto případě **výživa matky**. Plasticita vznikající maternálním efektem tedy reprezentuje aktuální stav okolního prostředí, do kterého se potomci narodí, a připravuje je tak na nadcházející podmínky.

Při dostatku potravy kladou cichlidy *Simochromis pleurospilus* větší počet menších vajíček, než při jejím nedostatku – to potom samice klade menší počet větších vajíček. Mláďata z menších vajec ovšem dorůstají rychleji, než mláďata z větších – cichlidy, které mají rodičovskou péči, tedy při dostatku potravy užijí více mláďat, a proto kladou více menších vajec (Taborsky 2006).

U hrotnatek *Daphnia* potom jedinci z menších vajec sice rostou rychleji, ale nejsou schopni přežít delší dobu bez potravy (Gliwicz a Guisande 1992). Odlišný vliv na fenotyp potomků byl pozorován u mořské ježovky *Strongylocentrotus droebachiensis*. V prostředí bohatém na potravu klade samice více drobných vajíček, naproti tomu v prostředí chudém na potravu méně větších. Larvy – planuly, poté vykazují dva fenotypy. Planuly, kterým bude vývoj trvat déle, a pocházejí z prostředí chudšího na potravu, jsou obrněny háčky, které je chrání před predátory. Menší larvy naproti tomu rychleji dorůstají, jelikož „vědí“, že potravy je dostatek a že se zvládnou rychleji přeměnit v dospělé (Bertram a Strathmann 1998).

U ještěřů z čeledi ještěřkovitých *Lacertidae* kladou větší, dobře živené samice větší počet menších vajec ve snůšce, než hůře živené menší samice, které naopak kladou menší počet

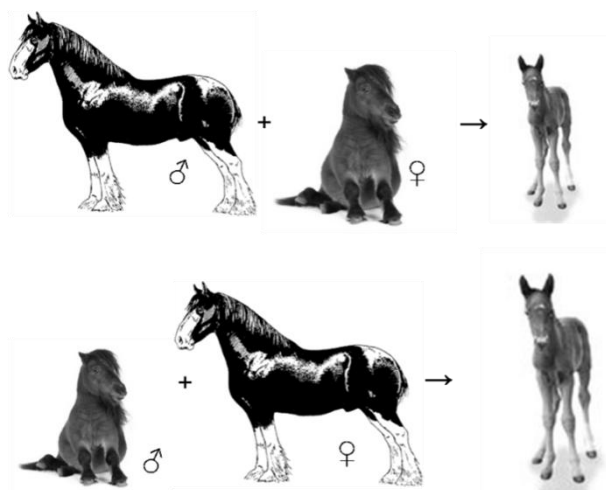
vajec větších – tento trend byl potvrzen například u naší ještěrky obecné (*Lacerta agilis*) (Olsson a Shine 1997) a východoasijské paještěrky (*Takydromus septentrionalis*) (Du et al. 2005). Přípravují tak mláďata na nepříznivé okolní podmínky a investicí do jejich větší velikosti zvyšují naději na jejich pozdější přežití.

U zavíječe paprikového (*Plodia interpunctella*) byl prokázán **vliv na kondici potomků nejen výživou matky, ale i otce**. Celková kondice nejen imunitního systému byla sledována pomocí množství fenoloxidázy (enzym účastnící se melanizace a korelující s rezistencí vůči patogenům) v těle jedince. Motýli byli chováni ve dvou prostředích - bohatém na potravu a chudém na potravu. To, že více fenoloxidázy budou mít potomci dobře živěných jedinců, se předpokládalo, ale to, že k ovlivnění množství fenoloxidázy u potomků stačí, aby kterýkoliv rodič byl z prostředí chudého na potravu, byla novinka (Triggs a Knell 2012).

1.2.3 Vliv maternálního efektu na velikost v dospělosti

V některých případech prostě jen záleží na tom, jak má matka velkou dělohu, aby ovlivnila velikost novorozenců. Při křížení Shirského koně a Shetlandského ponyho byl vypořovován zajímavý fenomén (viz obrázek č. 5). Pokud je otcem Shirský hřebec a matkou pony, narozený kříženec bude až třikrát

menší, než v případě opačného křížení (otec pony, matka Shirská klisna) - vliv velikosti placenty a nitroděložní výživy je tedy velmi výrazný. Hříbata byla následně držena ve stejných podmínkách a bylo vypořovováno, že kříženci, kde matkou byl pony, rostli daleko rychleji, než čistokrevný pony,



Obrázek č. 5: heritabilita velikosti u koní závisí na identitě samice (podle Walton a Hammond 1938)

opačný trend byl poté pozorován u Shirských koní – kříženci s pony rostli daleko pomaleji než čistokrevní Shirští koně (Walton a Hammond 1938).

1.2.4 Vliv okolního prostředí na maternální efekt

Maternální efekty mohou být způsobené také prostředím, ve kterém matka žije, a ovlivňovat tak velikost, pohlaví nebo chování potomstva.

Jedním z názorných příkladů, jsou mateřské rostliny zvonku amerického (*Campanula americana*), která připravují svá semena ke klíčení podle denní doby ozáření rostliny v době kvetení. Semena zvonku potom klíčí buď ihned, pokud je léto, a ozářenost je vyšší, nebo s klíčením čekají několik měsíců, aby přežila zimu (Galloway 2005).

Samice bekyně velkohlavé (*Lymantria dispar*) zase dává výhodu svým potomkům tak, že vybírá neoptimálnější druhy rostlin k jejich výživě (Foss a Rieske 2003). Housenky živené listy dubu sametového (*Quercus velutina*) dospívají rychleji, než housenky živené listím dubu košíčkatého (*Quercus prinus*). Dalším případem může být vyšší produkce glukokortikoidů při vyšších populačních hustotách, zapříčiňující rychlejší růst potomků, kteří tak mají vyšší šanci na přežití než jedinci s nižšími hladinami těchto hormonů. Tento fenomén byl pozorován u veverky obecné (*Sciurus vulgaris*) (Dantzer et al. 2013).

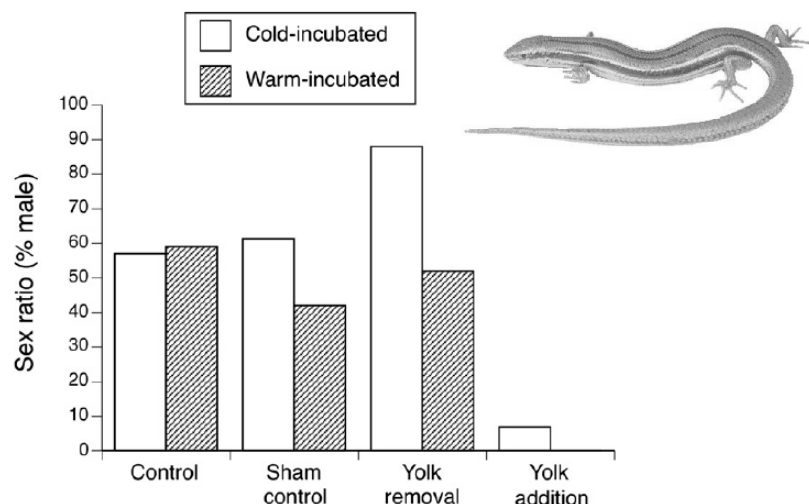
Severoamerický semenožravý brouk *Stator limbatus* se rozmnožuje na dvou hostitelských stromech. Na parkinsonii floridské (*Cercidium floridum*) a akácii *Acacia greggi*. Pokud samice přistane na parkinsonii, naklade větší vajíčka, než na akáciích. Pokusem bylo dokázáno, že přežívání potomků od samic, které nakladly vejce na akácii, a kteří byli přeneseni na parkinsonii bylo nižší, než pokud by zůstali na původní rostlině (Fox a Mousseau 1996).

1.2.5 Vliv maternálního efektu na pohlaví jedince

Pohlaví jedince může být také ovlivněno prostředím, ve kterém se samice nachází. Příčinou mohou být biotické (počtem jedinců v prostředí, dostupností potravy nebo kvalitou partnera) a abiotické faktory (teplota, pH, fotoperioda). Samice může patrně nejsnadněji ovlivnit pohlaví svých potomků u blanokřídlých, kteří mají **haplo-diploidní systém** určení

pohlaví, a samice tedy prostým faktem, že se buď spáří, nebo nespáří, ovlivní pohlaví svých potomků. Parazitické vosičky tak kladou samičí vajíčka na větší hostitele, jelikož samičky k vývinu potřebují více živin, než samci. Samice také klade vyšší počet samčích vajíček, pokud se kolem ní nachází hodně samic (King 1996).

Obecně známým faktem je, že řada plazů – krokodýli, mnohé želvy a někteří ještěři - má **teplotně určené pohlaví** – matka tedy teoreticky může manipulovat poměrem pohlaví u svých potomků. V praxi si ale druhy s teplotně určeným pohlavím vybírají teplotu pro inkubaci pečlivěji, aby byl poměr pohlaví pokud možno vyvážený. Například u gekončíka nočního (*Eublepharis macularius*) se největší poměr samců líhne při teplotě 32 °C – s rostoucí a klesající teplotou se pak poměr samců vůči samicím rapidně snižuje (Viets et al. 1993). V některých případech může být pohlaví určeno více faktory. U australského scinka *Bassiana duperreyi* bylo prokázáno, že jeho pohlaví je určeno geneticky (oba pohlavní chromozomy jsou však velmi podobné) ale může dojít k reverzi pohlaví díky teplotě a hlavně **obsahu živin ve vajíčku** (obrázek č. 6). Z menších vajec se líhnou vždy samci, z větších potom samice. Genotyp XY pak může mít samičí gonády a naopak (Radder et al. 2009).



Obrázek č. 6: Srovnání poměru pohlaví ve čtyřech skupinách pokusných jedinců u scinka *Bassiana duperreyi* v závislosti na inkubační teplotě a obsahu žloutku ve vejci. Vejce byla inkubována v teplotách 16 °C (cold-incubated) a 22 °C (warm incubated). Nejvíce samců se líhlo z vajec, ze kterých byl odebrán žloutek (yolk removal) a byly inkubovány ve chladných teplotách, naopak z vajec, kde byl žloutek přidán se líhly skoro samé samice (yolk addition). U kontrolních jedinců (control) a kontrolních jedinců s propíchnou skořápkou (sham control) byl poměr víceméně vyvážený (při obou inkubačních teplotách). (Radder et al. 2009).

Pohlaví může ovlivnit samice také tím, s jakým **samcem** se spáří. U lejska bělokrkého (*Ficedula albicollis*) bylo pozorováno, že pokud se samice spáří s atraktivním samcem, který má větší skvrnu na čele, bude v jejím potomstvu více samců, než pokud se spáří se samcem s menší skvrnou. Samice tak může ovlivnit fitness svých potomků, kteří, po spáření se slabším samcem, budou mít vyšší úspěch předat svoje geny dál jako samice, než jako méně atraktivní samci (Sheldon et al. 1997).

1.3 VYBRANÉ FAKTORY OVLIVŇUJÍCÍ VELIKOST JEDINCE

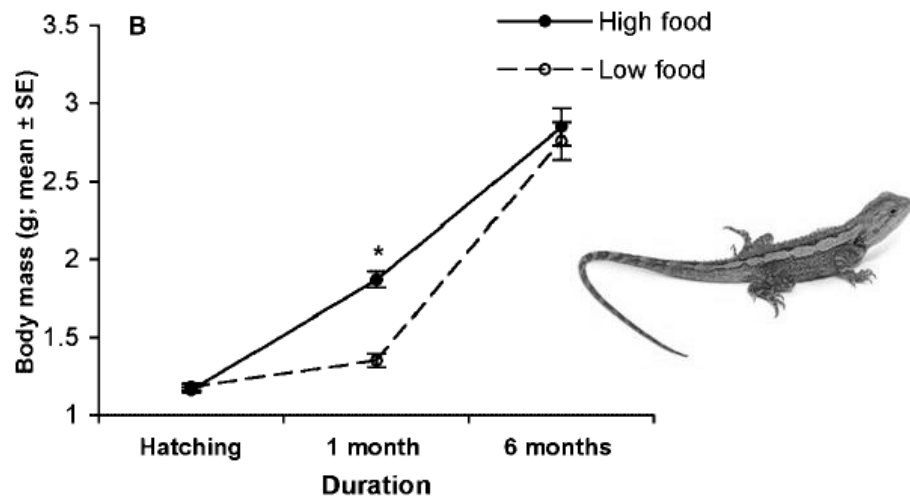
1.3.1 Růst

Růstem nazýváme zvětšování množství hmoty a velikosti organismu. Růst je zároveň jedním ze základních projevů života jedince. Velikost většiny živočichů je geneticky podmíněná, a proto přibližně určená. Faktory působící z okolního prostředí však mohou konečnou velikost jedince výrazně ovlivnit.

Růstu lze docílit třemi základními mechanismy. Zaprvé to je **zvyšováním počtu buněk** dělením – počet buněk se u člověka v období od novorozence k dospělci zvýší až třicetkrát. **Zvětšování buněk** je druhý způsob, jak docílit větší velikosti. Gekončiči z čeledi *Eublepharidae* vykazují pozitivní korelaci mezi velikostí těla a velikostí jejich erytrocytů (Starostová et al. 2005), stejně tak byl tento vztah dokázán u ptáků (Gregory 2002), podobný stav, kdy byla vzhledem k velikosti buněk vztahována velikost některých orgánů, byl prokázán například u octomilky (Stevenson et al. 1995). Třetím způsobem je pak **zvyšování obsahu mezibuněčné hmoty**, které bylo dokázáno napříč savci i ptáky (Prange et al. 1979).

Rychlost růstu v průběhu života však může být ovlivněna řadou vlivů. Jedním z nejdůležitějších je **dostupnost potravy**. Mláďata jsou ale často schopna dohnat nevýhodu vzniklou nedostatkem potravy. U agamy (*Amphibolurus muricatus*) byla mláďata po vylíhnutí vystavena měsíc trvající „hladovce“ – tato pokusná mláďata však dorostla svoje dobře živěné

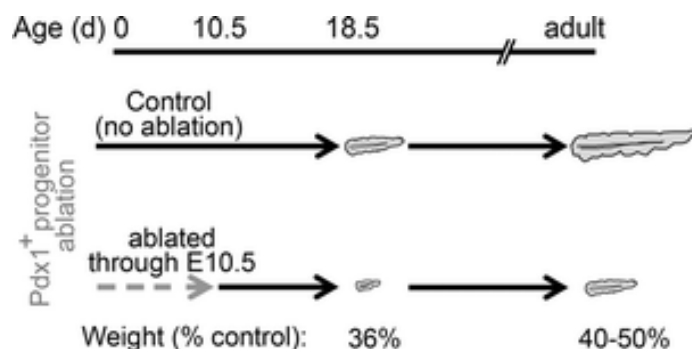
sourozence během šesti měsíců (Radder et al. 2007) – tomuto jevu říkáme **kompenzační růst** (obrázek č. 7). Kompenzační růst je známý u celé řady živočichů – ptáků a savců (Wilson and Osbourn 1960), plazů (Radder et al. 2007) včetně člověka (Prabhakaran et al. 2008).



Obrázek č. 7: Kompenzační růst u agamy *Amphibolurus muricatus*. Přerušovanou čarou je vyznačena průměrná hodnota celkové hmotnosti těla jedinců vystavených hladovce, spojitou čarou poté kontrolní jedinci, kteří byli drženi při dostatku potravy (Radder, Wamer et al. 2007).

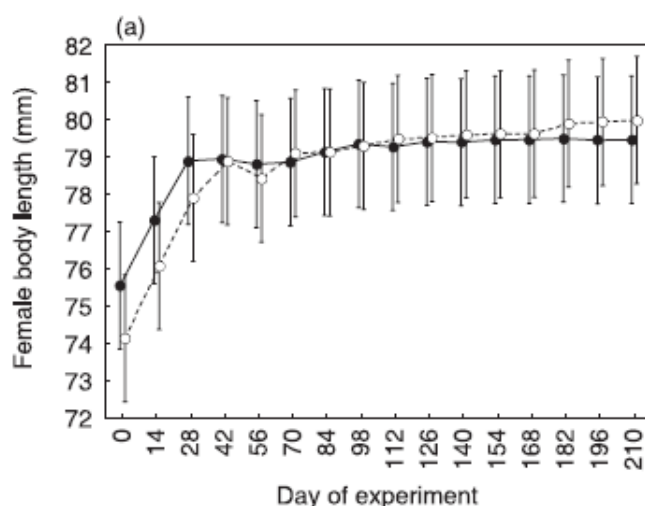
Odpovědí na otázku, proč živočichové dorůstají do určité konečné velikosti, by mohla být práce Luie a Barona, kteří se pokusili dokázat myšlenku, že konečná velikost jedince je limitovaná rozdílnou maximální velikostí nikoliv jako celku, ale maximální velikostí jeho jednotlivých orgánů, které pak následně kontrolují vliv na jeho celkovou velikost. Například příčně pruhované kosterní svaly a srdce je negativně regulováno množstvím myostatinu, jehož koncentrací je určována celková hmotnost svalů. Velikost jater je zase ovlivněna proměnlivou produkcí žlučové kyseliny, na obrázku č. 8 je patrné, že u slinivky břišní je zase důležitý počet kmenových buněk, ze kterých slinivka vzniká (Lui a Baron 2011).

Obecně známým faktem je, že růst se u jednotlivých skupin živočichů značně liší. Savci, ptáci, většina dinosaurů a hmyz má **růst ukončený**. To znamená, že pro každého jedince existuje limitní hodnota, do které je schopný dorůst a nadále už neroste. **Neukončený růst** potom mají převážně poikiloternní obratlovci – ryby, obojživelníci a plazi. Tito živočichové mají také obvyklou velikost, do které dorůstají, a po překročení této velikosti již



Obrázek č. 8: U myši je velikost slinivky břišní v dospělosti dána počtem kmenových buněk v zárodečné fázi. Po odstranění určitého počtu buněk již slinivka nikdy nedoroste do konečné velikosti (Lui a Baron 2011)

rostou velmi pomalu, ale jejich růst probíhá po celou dobu jejich života. Tato teorie, o neukončeném růstu však nemusí nutně platit pro všechny druhy plazů. V laboratorních podmínkách bylo prokázáno, že délka těla se ani u plazů nezvyšuje do nekonečna. Gekoni *Paroedura picta* mají, zdá se, růst také ukončený (Kubička a Kratochvíl 2009). Byl sledován vliv přísunu potravy na růst u samic a jejich mláďat. Pokusná zvířata byla rozdělena do dvou skupin podle množství potravy, kterou samice dostávaly. Pokus dokázal, že dospělé samice víceméně nerostly do délky, ale zdroje alokovaly buď do produkce vajíček (dobře živěné samice měly větší vajíčka), nebo do ukládání tukových zásob. Délka těla se však dospělým samicím skoro neměnila, jak je vidět na obrázku č. 9 (Kubička a Kratochvíl 2009).



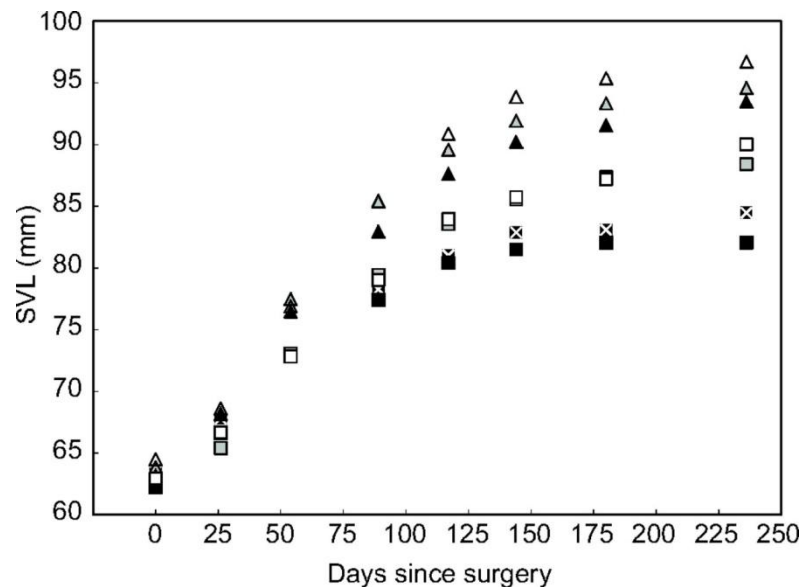
Obrázek č. 9: Vliv výživy na délku těla (SVL) dospělých samic gekona *P. picta* v průběhu pokusu. Černá kolečka reprezentují samice na nízkokalorické dietě, bílá kolečka potom normálně živěné samice (Kubička a Kratochvíl 2009).

1.3.2 Pohlavní dimorfismus

Hlavními dvěma faktory na rozdílnou velikost mezi pohlavími = sexual size dimorphism (SSD) je zaprvé **pohlavní výběr** (Darwin 1871). Větší samci mají obecně větší naději v soubojích zvítězit a získat tak samici, nebo uhájit svoje teritorium. Druhým faktorem je pak selekční **tlak na plodnost samice**. Větší samice dokáže naklást více vajec a zplodit tak více životaschopnějších jedinců (Shine 1988). Renschovo pravidlo dále říká, že čím je větší velikost těla druhů se SSD, tím je větší rozdíl ve velikosti mezi velikostí samce a samice. (Fairbairn 1997). **Samčí růst je výrazněji ovlivněn podmínkami prostředí**. U gekonů *Paroedura picta* vykazovali samci vyšší plasticitu ve velikosti těla při závislosti na teplotě, ve které byli chováni, než samice, jejichž velikost byla teplotou ovlivněna méně (Kubička et al. 2013, Starostová et al. 2010).

Náhled na **vliv hormonů na pohlavní dimorfismus** u plazů procházel postupným vývojem. Nejprve se myslelo, že hlavnímu důvodem rozdílné velikosti je koncentrace testosteronu v krvi jedinců. U dvou druhů pohlavně dimorfních leguánků *Sceloporus virgatus* u kterého jsou samice větší než samci, *Sceloporus jarrovi* u kterého je to obráceně, byl testován vliv testosteronu na velikost kastrovaných samců. Kastrovaní samci *S. virgatus* rostli až dvakrát rychleji, než kontrolní kastrovaní samci s testosteronovým implantátem. U druhu *S. jarrovi* potom rostli rychleji samci s testosteronovým implantátem. Kastráti bez implantátu zůstávali menší (Cox a John-Alder 2005). Později byla ale tato teorie poupravena. U gekončika *Aeuroscalabotes felinus*, u kterého samice dorůstají větší velikosti než samci, byl prokázán vliv testosteronu na inhibici velikosti kastrovaných samců s testosteronovým implantátem, i na velikost samic, které měly tento testosteronový implantát. Velikost kastrovaných samců však kupodivu zůstala nepozměněna (Kubička et al. 2013). U gekona *Pareodura picta*, u kterého dorůstají větší velikosti samci, než samice, bylo dále prokázáno, že na konečnou velikost samců nemá vliv koncentrace androgenů (hlavně testosteronu)

v jejich gonádách. Manipulovaní kastrovaní jedinci prokazovali podobnou velikost jako jejich nekastrovaní příbuzní (Kubička et. al. unpubl. 2015). Zato samice, které prošly ovariektomií (odebráním vaječníků), nebo u nich byl přidán testosteronový implantát vyrostly přibližně do stejné velikosti jako samci (obrázek č. 10). Tento efekt dokazuje, že **sexuální dimorfismus u gekonů (a pravděpodobně i dalších plazů) je způsoben investicí samice do růstu gonád a produkcí ovariálních hormonů**, nikoliv však sníženou hladinou testosteronu (Starostová et al. 2013).



Obrázek č. 10: Porovnání růstu (délka těla = SVL) manipulovaných a nemanipulovaných jedinců *P. picta*: bílý trojúhelníček - nemanipulovaný ♂, šedý trojúhelníček – ♂ s testosteronovým implantátem, černý trojúhelníček – kastrovaný ♂, bílý čtvereček – kastrovaná ♀, šedý čtvereček - ♀ s testosteronovým implantátem, přeškrtnutý černý čtvereček – nemanipulovaná ♀, černý čtvereček – rozmnožující se ♀ (Starostová et al. 2013)

1.3.3 Velikost vejce a mláděte

Hlavní trade-off, které musí řešit víceméně každá samice je vztah, mezi počtem mláďat a jejich velikostí (Smith a Fretwell 1974). Investice, kterou rodiče vloží do mláděte, se zajisté promítne ve schopnosti jejich potomka přežít po narození – tudíž čím větší mládě, tím mu dávají rodiče lepší startovní pozici (Madsen a Shine 1996), ale o to pak musí rodiče snížit počet svých potomků.

Maximální velikost vejce je u mnoha druhů dána morfologickými ukazateli. U želv a primátů (Leutenegger 1979, Congdon a Gibbons 1987) je to například **velikost pánevního otvoru, struktura vaječné skořápky** u želv také přispívá k rozdílné velikosti. Čím více je skořápka **kalcifikovaná**, tím menší se v poměru k hmotnosti nakladeného vejce líhne mládě (Deeming a Birchard 2007). Může to být způsobeno rozdílnou výměnou dýchacích plynů, kdy vajíčka s tvrdou skořápkou propouštějí kyslík hůře, než vajíčka se skořápkou kožovitou. **Velikost a tvar břišní dutiny** je zase limitující pro velikost snůšky u většiny šupinatých plazů (Hedges 2008). **Délka inkubace** je dalším omezením velikosti, se kterým se setkáváme. Délka inkubace se prodlužuje, čím je hmotnost vejce vyšší (Rahn a Ar 1974). Inkubační doba vajec kolibříků je pouhých jedenáct dní (vejce váží průměrně 0,4 g), u vyhynulých sloních ptáků *Aepyornis*, u kterých byla hmotnost vejce až 12,6 kg byla podle modelů určena inkubační doba na pouhých 89 dní. Tento vztah tedy není lineární (Rahn a Ar 1974).

Velikost vejce ovlivňuje i **rychlost metabolismu** jeho rodičů (Rahn et al. 1975). Ptáci i savci mají metabolismus až desetkrát rychlejší než plazi a jejich tělo má stálou tělesnou teplotu. Tato stálá teplota těla je určujícím rozdílem při inkubaci vajec mezi plazy a ptáky (Deeming a Birchard 2007). Plazi, i pokud svá vejce zahřívají (krajty, kobry), udržují inkubační teplotu kolem 30°C (Mierop a Barnard 1976). Ptáci však zahřívají svá vejce na teplotu kolem 37°C a to způsobuje, že ptačí vejce se vyvíjejí až třikrát rychleji, než vejce plazů (Deeming a Birchard 2007). Dalším rozdílem je také rychlost tvorby vajec. Plazí vejce se vyvíjí v matčině vejcovodu poměrně pomalu, a samice tedy tvoří všechna vejce ve snůšce najednou (až na pár výjimek). Ptáci naproti tomu tvoří svá vejce postupně (interval tvorby jednoho vejce je přibližně 24 hodin) a mohou tak dosáhnout celkově vyššího objemu snůšky, než plazi (Dol'nik 2000).

Důvody velikosti vejce/mláděte mohou být také čistě **ekologické**. Živorodý čínský ploskolebec *Gloydus shedaensis* (obrázek č. 11) například rodí nepoměrně velká mláďata

čistě z důvodu toho, že na ostrově Shedao, kde se tento druh vyskytuje, se kromě tažných ptáků nevyskytuje prakticky žádný jiný zdroj teplokrevné kořisti. Mláďata se po narození živí hlavně hmyzem a ještěrkami, dospělci se živí hlavně ptáky, a jsou aktivní pouze v květnu a v září, kdy probíhá ptačí tah, zbytek roku pobývají v neaktivním stavu (aestivaci a hibernaci). U tohoto druhu byla také pozorována určitá forma vnitrodruhové kooperace. Malí hadi, pobývající většinu času na stromech, zabíjejí táhnoucí ptáky, i když nemohou tak velkou kořist sníst, a přenechávají je větším jedincům, kteří pobývají převážnou část dne na zemi (Shine 2002).

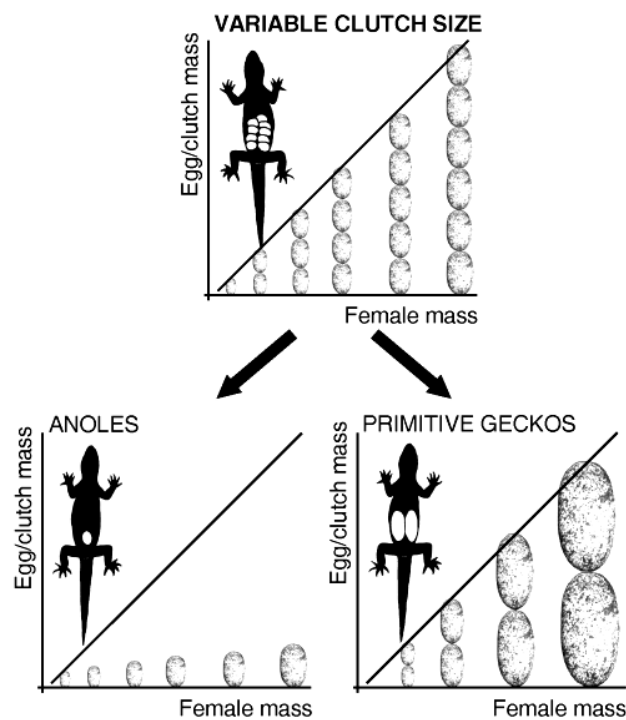


U některých druhů se vyvinula **konstantní velikost snůšky „invariant clutch size“** (ICS),

Obrázek č. 11: mladý ploskolebec *Gloydus shedaoensis* z ostrova Shedao číhající na kořist (Kubát J.)

kdy je počet vajec ve snůšce fixován. V rámci taxonu ještěřů (*Sauria*) se ICS vyvinula až dvacetkrát, nezávisle na sobě u různých skupin – u všech druhů *Anolinae*, *Gekkonidae*, *Eublepharidae*, *Dibamidae* a u některých ještěřů ze skupin, kde normálně převažuje variabilní velikost snůšky = „variable clutch size“ (VCS) – *Scincidae*, *Agamidae*, *Gymnophthalmidae* (Shine a Greer 1991). Co se týče ekologických důvodů vzniku ICS, nejčastěji se mluví způsobu života. Ještěři žijící na stromech – jako například anolisové, nebo dráčci (*Draco*) musí být v korunách stromů a keřů obratní, a samice si nemůže dovolit zatěžovat své tělo velkou snůškou (Andrews a Rand 1974, Shine et al. 1998), nebo pod zemí, kde by prostě větší počet vajec (a silnější průměr těla) překážel při pohybu - příkladem budiž scink *Neoseps reynoldsi* (Ashton 2005). Většina druhů z ICS také obývá prostředí, kde se nestřídají roční období, a jedinci si mohou dovolit klást vejce po celý rok (Andrews a Rand 1974). Druhy

s ICS většinou také patří mezi ty nejmenší v rámci celé skupiny, která má VCS (Shine a Greer 1991) – tyto malé druhy jsou limitovány nejmenší možnou velikostí vejce a musí tedy klást menší počet relativně větších vajec v poměru k velikosti svého vlastního těla (Kratochvíl a Frynta 2006). Větší vejce znamená také větší mládě, které bude mít po vylíhnutí evoluční výhodu oproti menším jedincům, ať už se jedná o vyhnutí se predaci (Andrews a Rand 1974), nebo minimální velikosti kořisti. Na obrázku č. 12 jsou patrné velikosti snůšek ještěřů s variabilní velikostí snůšky (VCS) a konstantním počtem vajec ve snůšce (ICS).



Obrázek č. 12: Rozdíly mezi konstantní velikostí snůšky (ICS) u gekonů se dvěma vejci (kde celková masa snůšky odpovídá přibližně hmotě snůšky ještěřů s variabilním počtem vajec (VCS) ve snůšce a roste isometricky) a anolisů (u kterých je kladeno pouze jedno vejce minimální možné velikosti a růst hmoty vejce je alometrický) – (Kratochvíl a Frynta 2006)

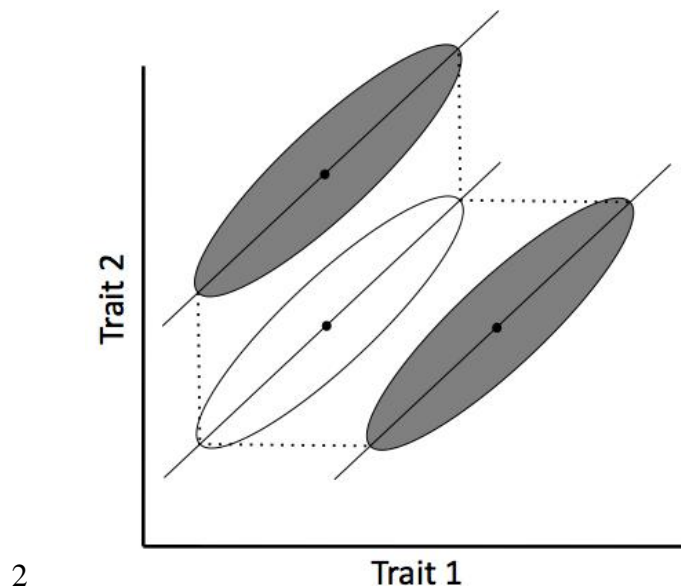
1.4 ALOMETRICKÉ INŽENÝRSTVÍ

Alometrické inženýrství je proces, kdy se pomocí manipulace posune experimentální měřítko některých vztahů tvořících výsledný fenotyp (Sinervo a Huey 1990). Přesněji řečeno proces experimentálního posunutí, či rozbití známého, pevně daného vztahu komplexního fenotypu složeného z více složek, pomocí změny rozptylu jedné složky směrem k druhé.

Jednou z těchto složek bývá zpravidla velikost těla jedince. Měření obou znaků jsou vynesena do grafu a vztah měřítka může být reprezentován jako rovnice:

$$\log(y) = m \log(x) / \log(y)$$

Manipulace velikosti těla potom mohou měnit tento vztah posunutím průsečíku (b), sklonu (m) nebo obojího, aby vznikly nové varianty těchto vztahů a tím pádem také nové fenotypy jedinců (viz obrázek č. 13). Tyto nově vzniklé fenotypy mohou být dále testovány (vliv na přežívání, fitness atp.). Díky možnosti oddělit obě složky komplexního vztahu potom můžeme v rámci jednoho manipulovaného druhu, nebo celé skupiny živočichů zjistit, která složka je zodpovědná za vztah patrný v grafu.



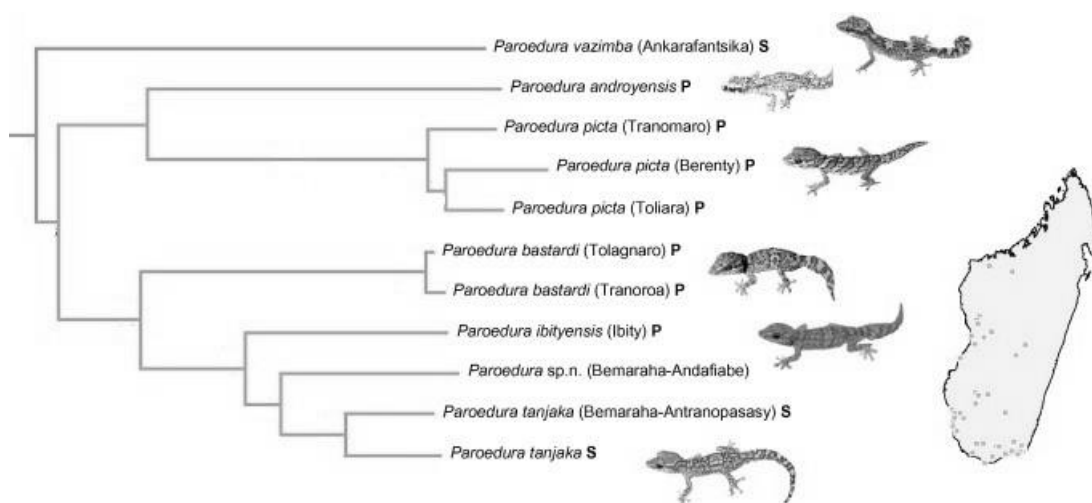
Obrázek č. 13: Alometrické inženýrství – původní vztah patrný v populaci (bílé pole), je možné pomocí alometrického inženýrství upravit (šedá pole)

Takto byl například testován vztah platnosti předpovědi tzv. Lackovy snůšky u leguánů *Sceloporus occidentalis* (Sinervo 1990), či u živorodých švábů *Diploptera punctata*, u kterých byl samicím odebrán jeden vaječník, a mláďata se rodila větší, jelikož do nich mohla samice vložit více živin. To ovlivnilo velikost těchto sociálně žijících švábů i v dospělosti (Holbrook a Schal 2004). Dalším příkladem může být již zmíněný experiment s reverzí pohlaví u manipulovaných vajec scinků *Bassiana duperreyi* (Radder et al. 2009) či manipulace s hormony u gekonů *Paroedura picta* (Kubička a Kratochvíl 2009, Starostová et al. 2013).

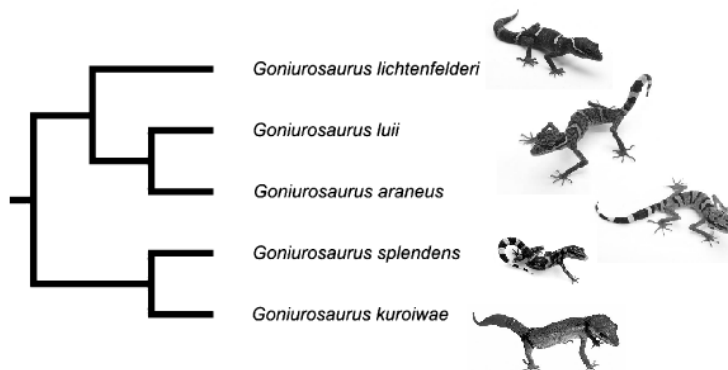
1.5 CÍLE PRÁCE

Hlavním cílem této práce je zjistit, **jaké jsou hlavní vlivy na velikost u dvou druhů gekonů – *Paroedura picta* a *Goniurosaurus lichtenfelderi***. Bude sledován **vliv živin ve vejci, pohlaví, identity rodičů na velikost po vylíhnutí i velikost v dospělosti**. U každého druhu se pokusím vysvětlit okolnosti působící na velikost v jednotlivých důležitých etapách života pokusných jedinců. Hlavní metodou použitou v práci bude metoda alometrického inženýrství, kdy bude **manipulován obsah žloutku ve vejci**, čímž se zjistí vliv na velikost mláďate po vylíhnutí i v průběhu jeho dalšího života.

Tento experiment by také mimo jiné mohl poukázat na možné vývojové trendy v rámci fylogeneze rodu *Paroedura* a *Goniurosaurus*, jelikož i zde se vyskytuje řada různě velkých druhů (viz obrázky č. 14 a 15). Ku příkladu sesterský druh k *P. picta* je *P. androyensis* obývající víceméně stejné oblasti Madagaskaru, se výrazně liší svojí menší velikostí.



Obrázek č. 14: mezirodové vztahy v jihozápadním kladu druhů rodu *Paroedura* (Jackman et al. 2008)



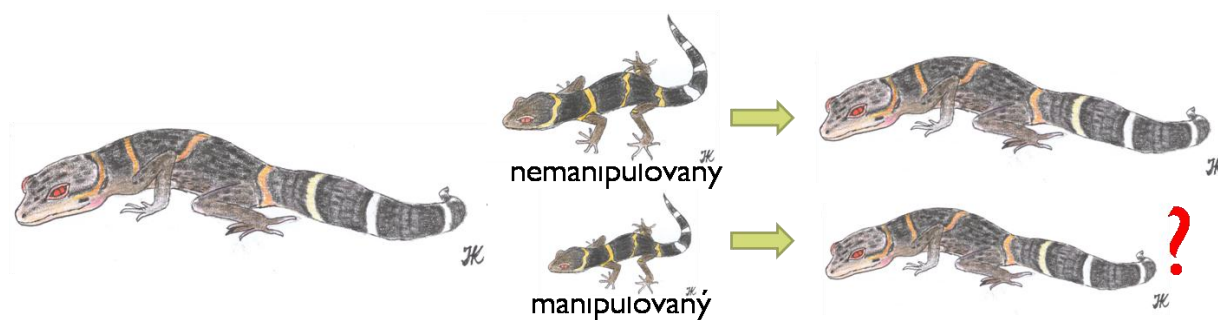
Obrázek č. 15: mezirodové vztahy mezi vybranými druhy gekončků rodu *Goniurosaurus* (Pokorná et al. 2010)

2 MATERIÁL A METODIKA

2.1 POPIS POKUSU

V pokusu byla použita vejce dvou druhů gekonů: pohlavně dimorfního madagaskarského gekona *Paroedura picta* PETERS 1854 (má skořápky tvrdé „hard shell“) a východoasijského gekončika *Goniurosaurus lichtenfelderi* MOCQUARD 1897 (má skořápky měkké, kožovité „softshell“), kteří mají ve snůšce **stabilní počet vajec (ICS)** – samice těchto dvou druhů klade většinou dvě vejce ve snůšce (někdy pouze jedno), čehož lze velmi dobře v pokusu využít, jelikož dochází vždy k rozložení živin pouze mezi dvě přibližně stejně velká vejce. Vejce byla odebírána těm samým samicím v průběhu asi čtyřech měsíců.

U jednoho z dvojice vajec byl odsátý žloutek a dále byla zaznamenávána hmotnost a SVL („snouth-vent length“) po vylíhnutí, a pak v pravidelných intervalech v průběhu růstu (obrázek č. 16). Tímto se pokusíme **zjistit, zda i u gekonů existuje kompenzační růst a zda maternální efekt ovlivňuje velikost mláděte při vylíhnutí jeho konečnou velikost.** V případě, že kompenzační růst existuje, a velikost se u gekonů dědí geneticky, manipulované mládě při stejných dávkách potravy by postupně dorostlo svého nemanipulovaného sourozence. Ovlivňuje tedy velikost vejce i konečnou velikost těla nejen mládě, ale i dospělé?



Obrázek č. 16: Design pokusu – z jedné snůšky bylo vždy jedno mládě manipulováno a dále se sledoval jeho růst, zda doroste v dospělosti svého nemanipulovaného sourozence (Kubát J., 2015)

2.2 MATERIÁL

2.2.1 MANIPULACE VAJEC

Do pokusu bylo zahrnuto celkem 82 vajec gekona s tvrdou skořápkou druhu *Paroedura picta*, a 16 vajec gekona s měkkou skořápkou druhu *Goniurosau lichtenfelderi*. Jelikož každý druh klade dvě vejce, bylo vždy první vejce použité jako kontrola. U druhého vejce byl vždy manipulován obsah žloutku tak, aby bylo odebráno signifikantní množství živin – zhruba 10 %. Odsátí žloutku z vejce bylo provedeno sterilní insulinovou jehlou U-100 0,5 ml OMNICAN 50, po předchozí dezinfekci povrchu skořáčky denaturovaným lihem. Po odsátí byla poté skořápka zacelena kapičkou včelího vosku, aby se zabránilo vstupu infekce do vejce (obrázek č. 17). Následovala inkubace vajec, která u *Paroedura picta* i *Goniurosaurus lichtenfelderi* trvala při 27 °C přibližně 70 dní.



Obrázek č. 17: Znázornění manipulace obsahu žloutku ve vejci

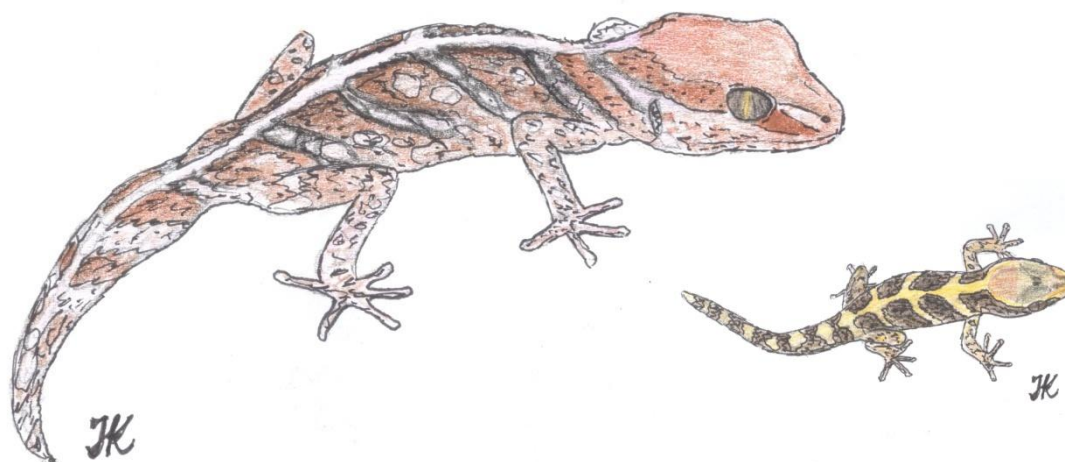
2.2.2 PODMÍNKY CHOVU

Jedinci byli chováni samostatně od vylíhnutí až do dospělosti ve stálých podmínkách klimaboxů s pravidelným světelným režimem (12 hodin světlo, 12 hodin tma), stálé teplotě 27 °C v plastových boxech o rozměrech 25x25x10 cm (*P. picta*) a 35x15x7 cm (*G. lichtenfelderi*). Jako substrát byla použita směs lignocelu a písku v poměru 2:1 (*P. picta*) nebo čistý lignocel (*G. lichtenfelderi*). V plastovém boxu měl každý jedinec umístěnu misku s vodou a plastový úkryt. Jedinci madagaskarského druhu *P. picta* byli chováni v celkově sušším prostředí než jedinci *G. lichtenfelderi*, kteří pocházejí z tropického monzunového pásu JV Asie. Krmný režim odpovídal vždy velikosti daných zvířat a zahrnoval vždy pět cvrčků odpovídající velikosti podávaných dvakrát týdně. Cvrčci byli obaleni ve vitamínovém přípravku Roboran H, do vody poté byl ve čtrnáctidenních intervalech přidáván i vápník a vitamín D.

2.2.3 POKUSNÍ JEDINCI

2.2.3.1 *Paroedura picta*

Všichni pokusní jedinci *P. picta* (obrázek č. 18) pocházeli od deseti samic z našeho chovu (PřF UK) označených kódy 6P, 8P, 23P, 30P, 37P, 41P, 61P, 64P, 67P, 85P. Tyto samice byly drženy zvláště ve faunaboxech a všechny snůšky byly odebírány maximálně dva dny po naklazení, poté byly označeny a jedno z dvojice vajec bylo manipulováno.



Obrázek č. 18: Dospělá samice gekona *Paroedura picta* s mládětem (Kubát J., 2015)

2.2.3.2 *Goniurosaurus lichtenfelderi*

Pokusní jedinci u *G. lichtenfelderi* (obrázek č. 19) také pocházeli z chovů PřF UK, zde však byli jedinci chováni společně v teráriích po skupinách, kde byl vždy jeden samec, a tři samice. Identita samce je tedy u tohoto druhu známá – označení kódy: GLI1, GLI16, GLI18, GLI25, GLI116, GLI118, GLI119, identita samic však nikoliv, jelikož nakladená vajíčka mohla patřit kterékoliv samici ze tří ve skupině.



Obrázek č. 19: Dospělá samice gekončika *Goniurosaurus lichtenfelderi* s mládětem (Kubát J., 2015)

2.3 SBĚR A ANALÝZA DAT

Data do pokusu byla zaznamenávána pro každý druh gekona zvlášť. U obou druhů bylo do tabulky zaznamenáno:

- Datum kladení vejce
- Hmotnost vejce při nakladení (před a po odsátí)
- Datum vylíhnutí mláděte
- Pohlaví mláděte
- SVL mláděte při vylíhnutí
- Hmotnost mláděte při vylíhnutí
- SVL a hmotnost v prvním roce života
- SVL a hmotnost v druhém roce života

Zaznamenaná data byla dále analyzována v programu STATISTICA vers. 12 (StatSoft 2013).

Pro každý druh byla provedena:

- a) explorační analýza pomocí korelační tabulky, kam byla zanesena logaritmicky transformovaná data pro: *hmotnost vejce při nakladení (před odsátím)*, *hmotnost mláděte při vylíhnutí*, *SVL mláděte při vylíhnutí*, *hmotnost jedince v konečné velikosti*, *SVL jedince v konečné velikosti*, což vedlo ke zjištění základních vztahů, dále jsme se pokusili zjistit, zda koreluje *doba inkubace s velikostí mláděte při vylíhnutí*.
- b) ANCOVA s konečnou velikostí jako závislou proměnnou a s pohlavím jedince jako faktorem a věkem jako kovariátou, která byla použita pro zjištění, zda na konečné velikosti se dosud neprojevuje variabilita závislá na věku zvířat.
- c) Analýza zobecněného mixovaného lineárního modelu (GLIMMIX) s logaritmovaná hodnota hmotnosti při vylíhnutí (tab. 3), SVL při vylíhnutí (tab. 4), konečné hmotnosti (tab. 1) a konečné SVL (tab. 2). Fixními efekty bylo pohlaví mláděte a přítomnost manipulace, náhodným efektem byla u *P. picta* identita samice (matky) – u *G. lichtenfelderi* otce. Tento model konečnou velikost vysvětluje identitou samice, velikostí sneseného vejce, manipulací a u pohlavně dimorfní *P. picta* i pohlavím mláděte.

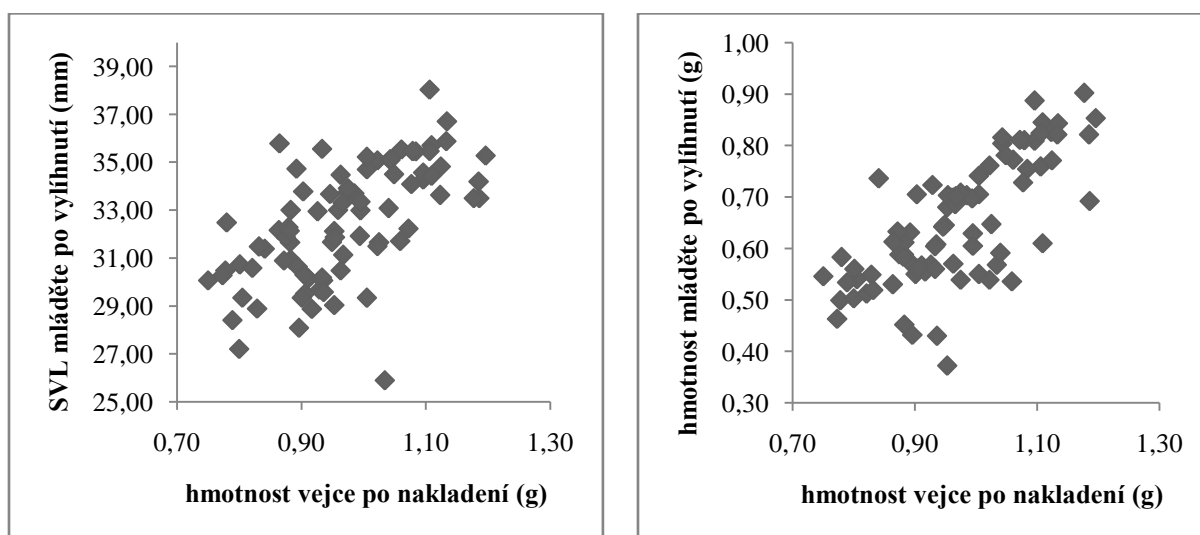
3 VÝSLEDKY

3.1 *Paroedura picta*

3.1.1 Vliv velikosti vejce na fenotyp jedince

Bylo prokázáno, že hmotnost vejce ovlivňuje **hmotnost mláděte při vylíhnutí** $p < 0,0001$ (tab. 2), a také na jeho **SVL při vylíhnutí**: $p < 0,0001$ (tab. 3, obrázek č. 20)

Vliv velikosti vejce na **konečnou hmotnost** (tab. 4) a **konečnou SVL** (tab. 5) nebyl průkazný.



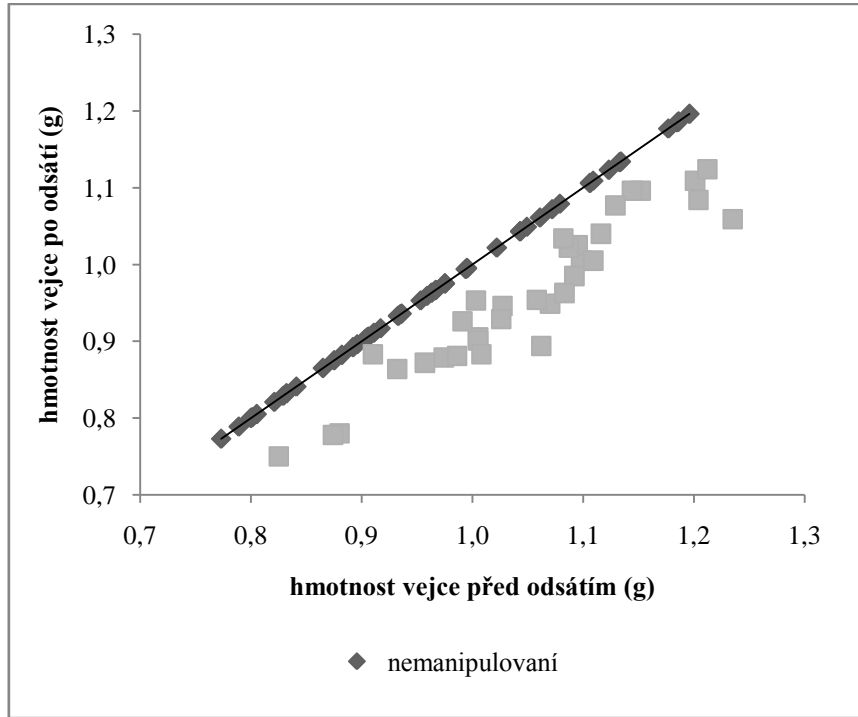
Obrázek č. 20: Vliv hmotnosti vejce na hmotnost a SVL mláděte při vylíhnutí u *P. picta*. Lineární spojnice ukazují vztah mezi hmotností vejce a hmotností/délkou mláděte při vylíhnutí

3.1.2 Vliv manipulace na fenotyp jedince

Průměrně bylo u pokusných jedinců druhu *P. picta* odsáto **8,6 % obsahu žloutku** ve vejci (obrázek č. 21). Nejvyšší naměřená hodnota byla **15,82 %** (168 mg odsátého žloutku z celkových 1062 mg), avšak tento jedinec (6P172) se dožil měření pouze v jednom roce a konce pokusu se tedy nedožil. Z celkových třiceti manipulovaných jedinců, u kterých jsme byli schopni určit pohlaví, bylo celkem **22 samic**, ale pouze **8 samců**.

Co se týče vlivu manipulace s množstvím žloutku ve vejci na fenotyp pokusných jedinců, byly vypořádovány dva zásadní trendy. Významný efekt manipulace byl zjištěn

v případě **hmotnosti mláděte při vylíhnutí**: $p < 0,0001$ (tab. 2), a také na jeho **SVL při vylíhnutí**: $p = 0,007$ (tab. 3). Vliv manipulace na **konečnou hmotnost** (tab. 4) a **konečnou SVL** (tab. 5) se naopak neprokázal.



Obrázek č. 21: Grafické znázornění hmotnosti vajec *P. picta* před a po odsátí obsahu žloutku

3.1.3 Vliv identity matky na fenotyp jedince

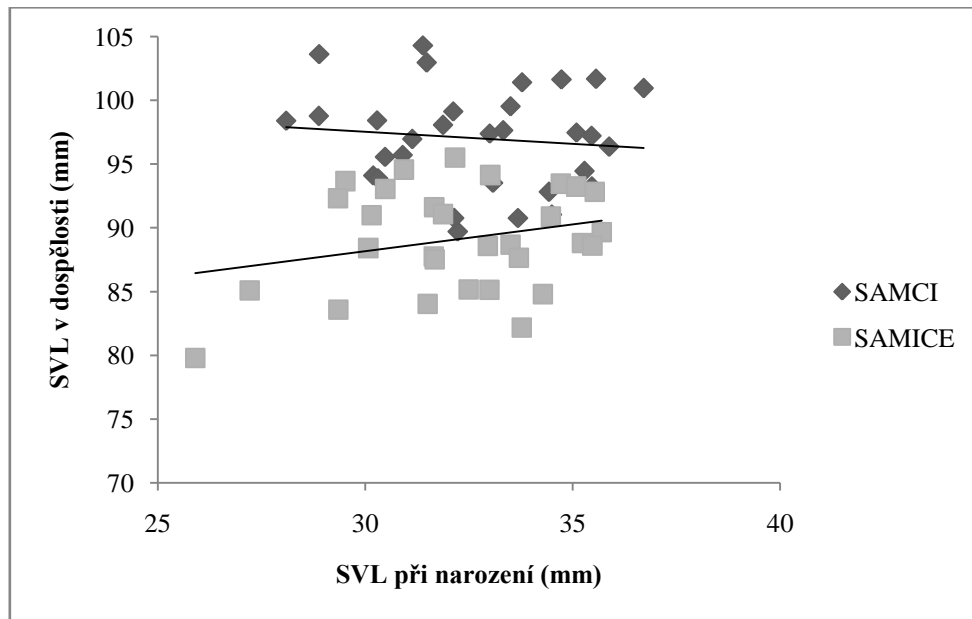
Identita matky po odfiltrování dalších faktorů (pohlaví, stáří) hraje roli v případě **SVL při vylíhnutí**: $p = 0,02$ (tab. 3), **konečné hmotnosti**: $p = 0,017$ (tab. 4) a **konečné SVL**: $p = 0,031$ (tab. 5). Co se týče vlivu matky na **hmotnost při vylíhnutí**, zde vliv prokázán nebyl.

3.1.4 Vliv pohlaví na fenotyp jedince

Zde se potvrdilo, že mláďata *P. picta* se líhnou pohlavně nedimorfni (žádné signifikantní hodnoty vlivu pohlaví na **hmotnost** (tab. 2) a **SVL** (tab. 3) **při vylíhnutí** nebyly naměřeny). Průměrná hodnota SVL při vylíhnutí činila u samců $32,7 \text{ mm}$, u samic potom $32,21 \text{ mm}$. Průměrná hmotnost při vylíhnutí u samců $0,668 \text{ g}$ a u samic $0,635 \text{ g}$.

Velký vliv má ale pohlaví jedince na jeho **hmotnost**: $p < 0,0001$ (tab. 4) a **SVL**: $p < 0,0001$ (tab. 5) **v dospělosti** (obrázek č. 22). Průměrná hodnota SVL v dospělosti činila u

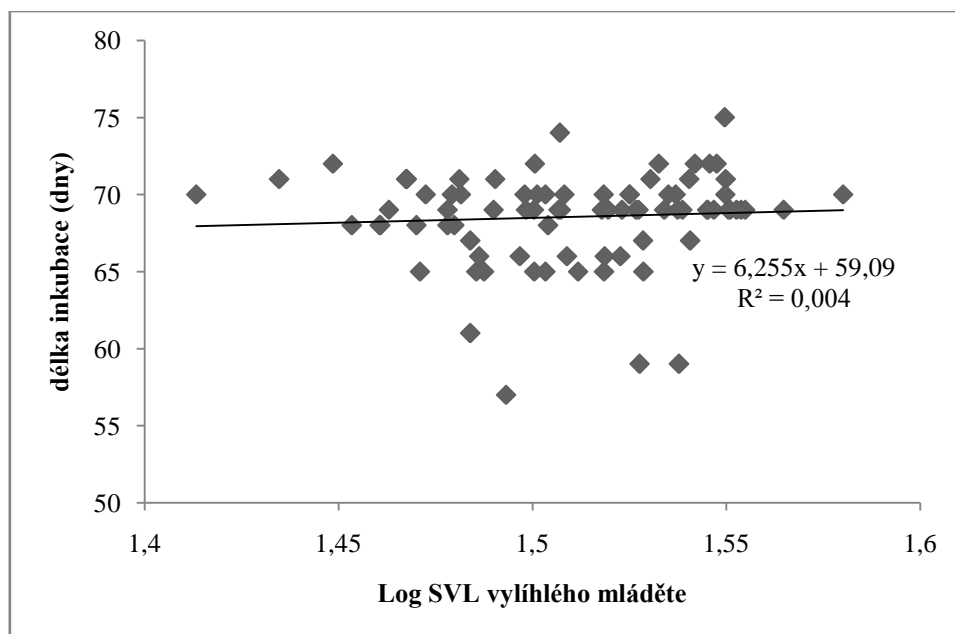
samců 97,01 mm, zatímco u samic pouze 89,09 mm. Co se týče **průměrných hmotností**, tak dospělí samci průměrně vážili 25,101 g, zatímco samice 21,245 g.



Obrázek č. 22: Vliv pohlaví na konečnou SVL jedinců *P. picta*.

3.1.5 Vliv doby inkubace na fenotyp jedince

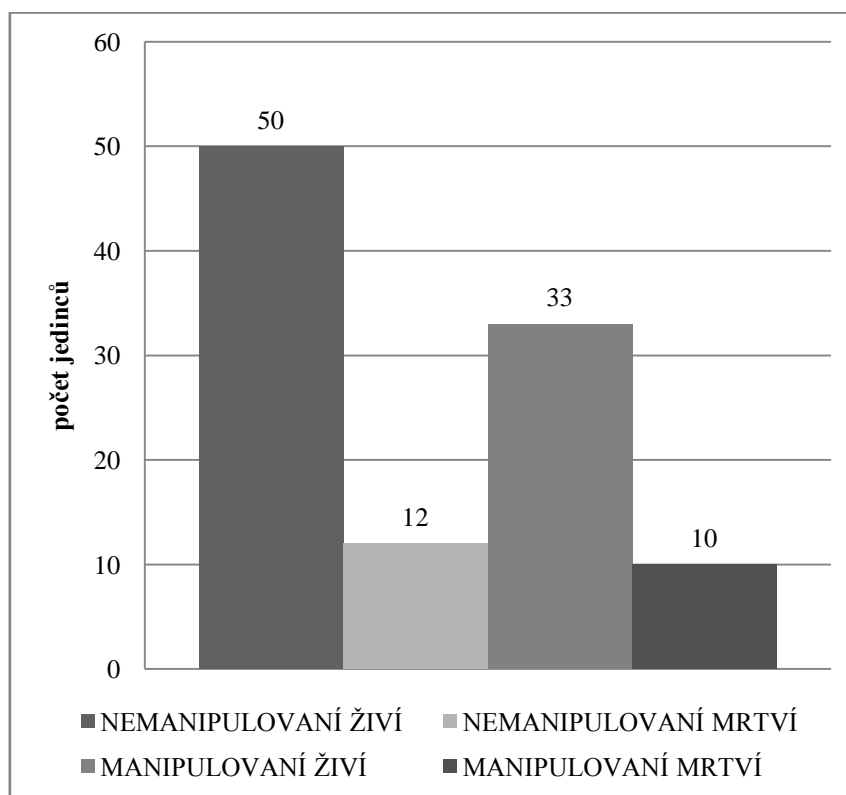
Doba inkubace **nekoreluje s velikostí při vylíhnutí** (tab. 6, obrázek č. 23). Průměrná doba inkubace byla naměřena 68,5 dne, což odpovídá obvyklým hodnotám naměřeným pro tento druh (Kubička a Kratochvíl 2009).



Obrázek č. 23: Vliv doby inkubace na SVL vylíhlého mláděte *P. picta*

3.1.6 Vliv manipulace na mortalitu jedinců

Co se týče vlivu manipulace na mortalitu jedinců, nebyl prokázán žádný signifikantní vliv: $\chi^2 = 0,23$; $p = 0,63$. Z 62 nemanipulovaných jedinců na počátku pokusu se konce pokusu nedožilo 12 jedinců. V případě manipulovaných, to bylo z celkových 43 jedinců na počátku pokusu, se konce pokusu nedožilo 10 jedinců (obrázek č. 24). Zajímavé je, že všech osm manipulovaných samců se dožilo konce pokusu, z dvaadvaceti manipulovaných samic se konce pokusu nedožilo sedm.



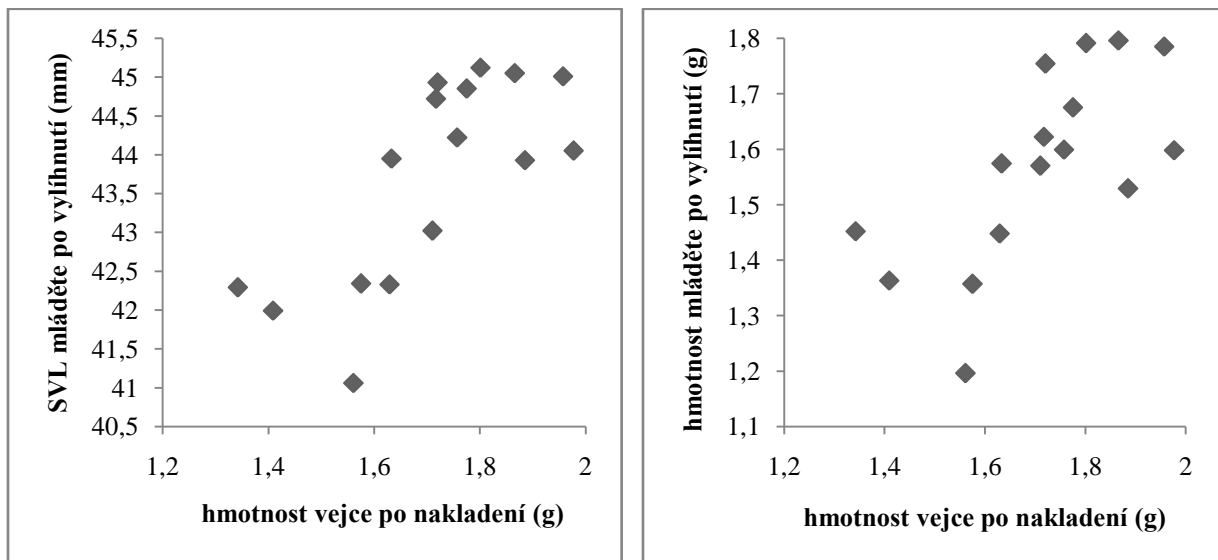
Obrázek č. 24: Grafické znázornění mortality manipulovaných a nemanipulovaných jedinců u *P. picta* v průběhu dvou let experimentu

3.2 *Goniurosaurus lichtenfelderi*

3.2.1 Vliv velikosti vejce na fenotyp jedince

Velikost vejce u *G. lichtenfelderi* průkazně ovlivňuje **hmotnost mláděte při vylíhnutí**: $p = 0,002$ (tab. 10), a také na jeho **SVL při vylíhnutí**: $p = 0,009$ (tab. 11, obrázek č. 25).

Vliv velikosti vejce na **konečnou hmotnost** (tab. 12) a **konečnou SVL** (tab. 13) nebyl v tomto pokusu prokázán.

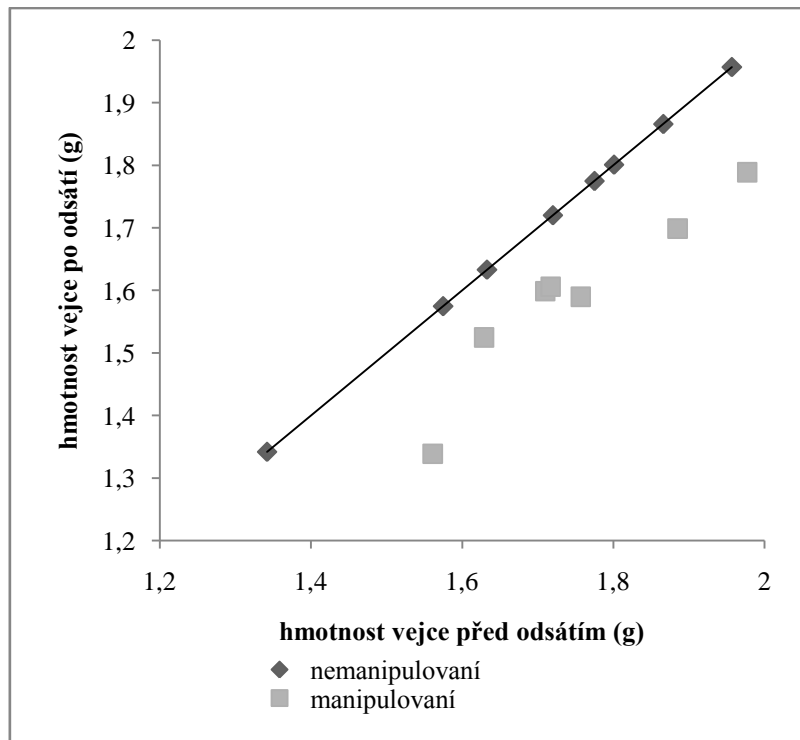


Obrázek č. 25: Vliv hmotnosti vejce na hmotnost a SVL mláděte *G. lichtenfelderi* při vylíhnutí

3.2.2 Vliv manipulace na fenotyp jedince

Průměrně bylo u pokusných jedinců druhu *G. lichtenfelderi* odsáto **9,94 % obsahu žloutku** ve vajíčku (obrázek č. 26). Nejvyšší hodnota byla 17,1 % (240 mg) u přeživšího jedince. Výsledek efektu manipulace se u *G. lichtenfelderi* zásadně neliší od efektu manipulace na jedince *P. picta*. Efekt manipulace byl zjištěn v případě **hmotnosti mláděte při vylíhnutí**: $p < 0,0001$ (tab. 10), a také na jeho **SVL při vylíhnutí**: $p = 0,002$ (tab. 11).

Vliv manipulace na **konečnou hmotnost** (tab. 12) a **konečnou SVL** (tab. 13) se také neprokázal.



Obrázek č. 26: Grafické znázornění hmotnosti vajec *G. lichtenfelderi* před a po odsátí obsahu žloutku. Modrou barvou jsou znázorněni jedinci, jejichž vajíčko nebylo manipulováno, červenou barvou jsou pak uvedeni manipulovaní jedinci.

3.2.3 Vliv identity otce na fenotyp jedince

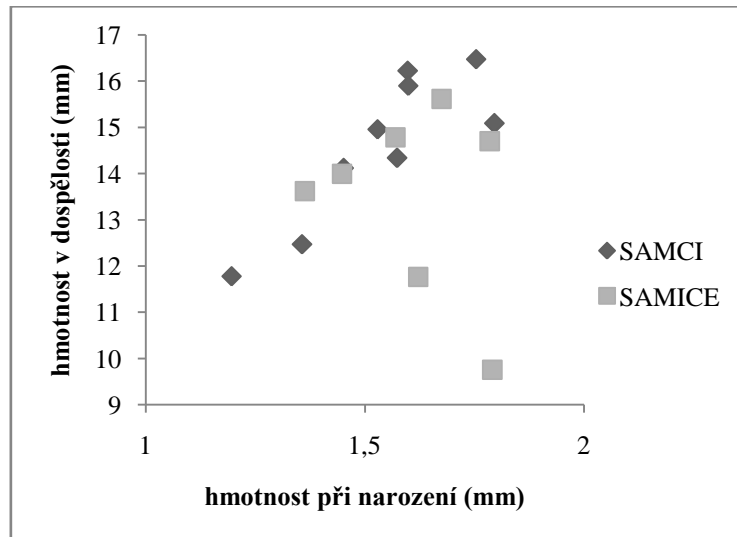
V tomto případě měření zahrnovalo víceméně pouze páry od jednotlivých samců, tudíž jeho vypovídající hodnota je pouze orientační. Vzájemná příbuznost mláďat, a tedy dědičnost, hraje roli v případě **hmotnosti při vylíhnutí**: $p = 0,04$ (tab. 10), **SVL při vylíhnutí**: $p = 0,0017$ (tab. 11) a **konečné hmotnosti**: $p = 0,017$ (tab. 12). Co se týče identity otce na **konečnou SVL**, zde vliv prokázán nebyl.

3.2.4 Vliv stáří na fenotyp jedince

Jelikož pokus s *G. lichtenfelderi* trval nižší počet dní, bylo nutné vyloučit vliv věku na pohlaví. To, zda pokusná zvířata ještě nebyla ve fázi růstu, ukazuje tabulka č. 14, kde není patrný vliv stáří na konečnou velikost.

3.2.5 Vliv pohlaví na fenotyp jedince

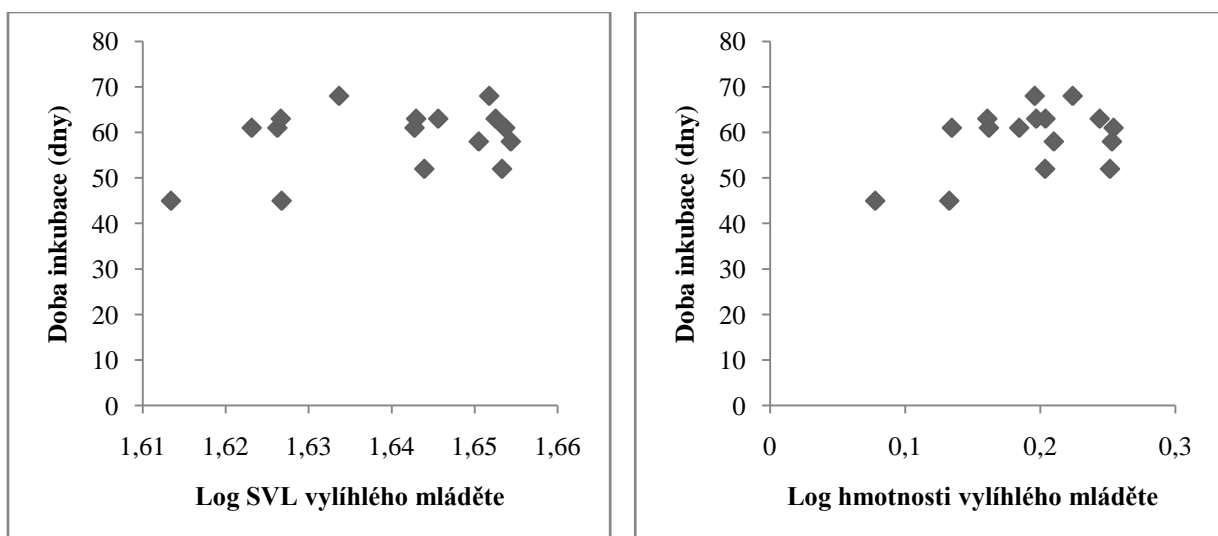
Zde se potvrdilo, že mláďata *G. lichtenfelderi* se líhnou pohlavně nedimorfní a tento stav trvá až do dospělosti. Žádné signifikantní hodnoty vlivu pohlaví na **SVL při vylíhnutí**, **hmotnost při vylíhnutí** i na jeho **hmotnost** (obrázek č. 27) a **SVL v dospělosti** nebyly naměřeny.



Obrázek č. 27: Vliv pohlaví na hmotnost u *G. lichtenfelderi*

3.2.6 Vliv doby inkubace na fenotyp jedince

Doba inkubace **nekoreluje s velikostí při vylíhnutí** (obrázek č. 28). Průměrná doba inkubace byla 58, 9 dne, což je trochu méně, než obvyklé hodnoty naměřené pro tento druh (Kratochvíl a Frynta 2006).



Obrázek č. 28: Vliv doby inkubace na SVL a hmotnost vylíhlého mláděte *G. lichtenfelderi*

4 DISKUZE

V této práci byl sledován vliv manipulace na velikost pokusných jedinců u dvou druhů gekonů s daným počtem vajec ve snůšce v průběhu více než dvou let jejich života. Z výsledků uvedených v předchozí kapitole vyplývá, že:

Shodně u obou druhů měla **manipulace obsahu žloutku ve vejci po naklazení hlavní vliv na hmotnost a SVL manipulovaného jedince při vylíhnutí**. Tím se potvrdily i výsledky práce (Kubička a Kratochvíl 2009), že hmotnost vejce je zásadní pro velikost jedinců při vylíhnutí. **Manipulace obsahu žloutku ve vejci však vliv na hmotnost a SVL v dospělosti neměla**. Jedincům se ztráty vzniklé odsátím vejce podařilo během života dohnat, i přes stejné krmné dávky a stejné podmínky, ve kterých byli drženi. To potvrzuje domněnku, že jedinci obou druhů gekonů mají **kompensační růst**, který je schopný navzdory podvýživě v embryonální fázi vyrovnat ztráty vzniklé odsátím žloutku. V podobném pokusu byla držena mláďata agam *Amphibolurus muricatus*, kde podvýživa v prvním měsíci života po vylíhnutí také neměla výrazný vliv na velikost jedince v dospělosti (Radder et al. 2007). Tato vlastnost (dohnat vzniklé ztráty), má vliv na fitness mláďat i v případě, že samice měla v průběhu gravidity omezené zdroje a nepodařilo se jí sehnat dostatek živin. Mláďata pak mohou ztráty dohnat v průběhu prvních měsíců života. Zdá se tedy, že konečná velikost nemusí být nutně ovlivněná podvýživou v mládí a nedovyvinutím některých orgánů, jako je tomu například u savců (Lui a Baron 2011). Důvodem, proč nebyl prokázán vliv na velikost dospělých jedinců, by mohla být mimo jiné nedostatečná manipulace s obsahem žloutku – mláďata se bez problémů líhla při ztrátě 10 % žloutku. Dalo by se tedy ještě zkusit odsát větší obsah žloutku, vliv na velikost v dospělosti by pak možná byl vyšší a ovlivnilo to tak velikost jedince i v dospělosti?

Výsledky naopak prokázaly, že **identita samice (matky)** u gekonů *Paroedura picta* hraje roli ve třech ze čtyř sledovaných velikostních proměnných. **Ovlivňuje hmotnost a SVL**

jedince v dospělosti, stejně tak i jeho SVL při vylíhnutí. U gekončků *Goniurosaurus lichtenfelderi* hraje roli identita otce na SVL a hmotnost při vylíhnutí, stejně tak i vliv na **konečnou hmotnost.** V práci Kubičky a Kratochvíla se můžeme mimo jiné dočíst, že samice druhu *P. picta* dorostly v průběhu života jen do určité velikosti a pak docházelo pouze k alokaci živin do tvorby vajec, nebo tukových zásob, nikoliv však do růstu (Kubička a Kratochvíl 2009). To by mohlo potvrzovat domněnku, že gekoni mají ukončený růst, který bude daný geneticky.

Jak je známo, u jedinců gekona *P. picta* je výrazný pohlavní dimorfismus, kdy samci dorůstají větší velikosti. **Menší velikost samic je u *P. picta* způsobena pravděpodobně produkcí ovariaálních hormonů, což brzdí jejich růst** (Starostová, Kubička et al. 2013, Kubička et. al. unpubl. 2015). Samci *P. picta* i v tomto pokusu dorůstali v dospělosti průměrně vyšší hmotnosti i SVL než samice. To, že samci mají geneticky dáno být větší, mohlo zcela jistě ovlivnit i výsledky našeho pokusu, jelikož ne vždy byly páry (manipulovaný a nemanipulovaný jedinec) stejného pohlaví. Po vylíhnutí jsou však mláďata v délce i hmotnosti nedimorfní (Starostová, Kubička et al. 2013). Je také zajímavé, že z celkových 30 manipulovaných vajec se vylíhlo 22 samic a pouze 8 samců. Je to jen náhoda, anebo může mít obsah živin ve žloutku vliv i na pohlaví jedinců, jako je tomu například u scinků *Bassiana dupperei* (Radder et al. 2009), kde bylo dokázáno, že manipulace obsahu žloutku ve vejci vede k reverzi pohlaví. U gekončika *Goniurosaurus lichtenfelderi* nebyl vliv pohlaví na počáteční i konečnou velikost prokázán, jelikož tento druh je pohlavně nedimorfní i v dospělosti (Kratochvíl a Frynta 2002).

Vliv maternálního efektu na konečnou velikost mláďat byl v tomto pokusu u obou druhů gekonů zanedbatelný. Samice tedy mohou mít geny pro menší vejce, ze kterých se vylíhnou menší mláďata, ze kterých pak vyrostou malí dospělí jedinci prostě proto, že mají geny pro to být malí, nikoliv proto, že samice měla v době kladení málo zdrojů. Proto jsme

také zavrhli teorii možného vlivu maternálných efektů na fylogenezi druhů v rámci rodu *Goniurosaurus* a *Paroedura*. Zdá se, že rozdíly ve velikost těla budou v tomto případě řízeny hlavně dědičností a jinými faktory, než maternálním efektem.

Co se týče nasbíraných dat, u gekona *P. picta* byl soubor 84 živě vylíhlých jedinců (z toho 33 manipulovaných) dostatečný. Statistické modely při takovém počtu jedinců dokázaly spolehlivě odfiltrvat vliv rozdílného pohlaví i identity matky. Situace však byla jiná u druhého zkoumaného druhu – *G. lichtenfelderi*, kde se živě vylíhlo pouze osm párů zvířat. Zde však zase odpadal vliv pohlaví, a efekt manipulace na velikost vylíhlého mláděte byl dost evidentní a statisticky průkazný.

Horší kondici pak vykazovaly v pokusu s *P. picta* manipulované samice, které se častěji nedožily konce pokusu, než manipulovaní samci. Množství živin ve žloutku (a počáteční velikost při vylíhnutí) je tedy možná důležitější pro přežívání samic, než samců. Tomu by mohla nahrávat teorie, že samice potřebují ke svému zdárnému vývoji v mládí více živin, než samci. Mohlo by to například souviset s potřebou vyšší investice do vývoje některých orgánů (nabízelo by se například vaječník), jak je tomu například u savců (Lui a Baron 2011).

Zajímavé by určitě bylo vyzkoušet, jakou nejextrémnější hodnotu odsátého žloutku je vejce *P. picta* a *G. lichtenfelderi* schopno přežít, aby se z něj vylíhl životaschopný jedinec. V pokusu bylo odebíráno průměrně 10 % žloutku, a mláďata se líhla bez vážnějších problémů. Co ale kdybychom odsáli 20 % nebo dokonce více? Ovlivnilo by to pak fenotyp jedinců nejen při vylíhnutí, ale i v dospělosti?

Do budoucna by bylo zajímavé rozšířit studii i na další druhy příbuzných plazů, ovšem díky sezónnímu rozmnožování většiny druhů by tento pokus pravděpodobně zabral mnoho let. Proto také byly vybrány tyto druhy, které kladou poměrně dlouhou dobu.

5 ZÁVĚR

V diplomové práci jsem se zaměřil na popis maternálního efektu a dědičnosti velikosti u dvou druhů gekonů *P. picta* a *G. lichtenfelderi*, kteří se vzájemně liší propustností skořápek i přítomností pohlavního dimorfismu v dospělosti.

Zásadním zjištěním je, že velikost v dospělosti je u gekonů *P. picta* a *G. lichtenfelderi* řízena hlavně geneticky, nikoliv díky maternálnímu efektu vzniklému díky rozdílnému obsahu živin ve vajíčku. Ztráty vyvolané manipulací mláďata dokázala vyrovnat díky kompenzačnímu růstu, který je u nich pravděpodobně přítomný.

V pokusu tedy byl prokázán vliv manipulace na velikost mláďete u obou druhů gekonů po vylíhnutí, v dospělosti se však již tento vliv neprokázal.

PŘÍLOHY

TAB. 1: *Paroedura picta*

SAMICE	SNÚŠKA	MLÁDĚ	POHLAVÍ (MF)	DATUM		DĚLKA INKUBACE (dny)	HMOTNOST VEJCE (g)		MANIPULACE (kolik % žloutku bylo odsáto)	HMOTNOST JEDINCE (g)				SVL JEDINCE (mm)				STÁŘÍ JEDINCE K 16.11.2012 (dny)
				NAKLADENÍ	VYLÍHNUTÍ		PŘI NAKLADENÍ	PO MANIPULACI		PO VYLÍHNUTÍ	20.3.2011	20.2.2012	16.11.2012	PO VYLÍHNUTÍ	20.3.2011	20.2.2012	16.11.2012	
6P	1	1	F	27.11.2009	2.2.2010	65	0,801	0,801	0,00%	0,560	13,658	18,299	0,000	30,73	79,59	90,39	0,00	X
6P	1	2	F	27.11.2009	2.2.2010	65	0,821	0,821	0,00%	0,512	18,160	0,000	0,000	30,59	85,40	0,00	0,00	X
8P	1	1	F	27.11.2009	2.2.2010	65	0,875	0,875	0,00%	0,588	17,991	19,468	22,137	31,87	84,66	90,97	91,07	1004
8P	1	2	F	27.11.2009	2.2.2010	65	0,882	0,882	0,00%	0,588	15,602	19,287	15,553	31,66	81,07	91,15	91,61	1004
41P	1	2	M	1.12.2009	9.2.2010	68	0,917	0,917	0,00%	0,555	20,099	25,690	28,817	28,88	88,58	98,14	98,76	997
61P	1	1	M	1.12.2009	9.2.2010	68	0,829	0,829	0,00%	0,549	19,569	22,784	27,184	28,89	93,24	99,37	103,62	997
61P	1	2	M	1.12.2009	9.2.2010	68	0,789	0,789	0,00%	0,534	19,759	0,000	0,000	28,41	91,25	0,00	0,00	X
23P	1	1	M	1.12.2009	12.2.2010	71	0,773	0,773	0,00%	0,463	20,273	23,054	26,076	30,28	89,98	97,14	98,42	994
67P	1	1	F	1.12.2009	12.2.2010	71	0,805	0,805	0,00%	0,540	16,543	18,324	21,894	29,35	78,58	80,02	83,58	994
85P	1	1	F	1.12.2009	12.2.2010	71	0,800	0,800	0,00%	0,503	17,580	20,600	24,415	27,21	79,56	81,80	85,09	994
64P	1	1	M	4.12.2009	16.2.2010	72	0,896	0,896	0,00%	0,432	16,441	20,488	23,498	28,09	88,74	96,90	98,40	990
6P	3	1	M	15.12.2009	23.2.2010	68	0,933	0,933	0,00%	0,560	14,590	18,779	20,213	30,19	83,82	93,56	94,10	983
6P	3	2	F	15.12.2009	23.2.2010	68	0,906	0,906	0,00%	0,561	16,932	21,425	24,011	29,52	82,18	90,56	93,66	983
8P	3	1	F	15.12.2009	23.2.2010	68	0,935	0,935	0,00%	0,608	17,349	14,996	19,257	30,07	83,19	81,48	88,41	983
8P	3	2	F	15.12.2009	23.2.2010	68	0,994	0,994	0,00%	0,697	18,587	0,000	0,000	31,92	85,66	0,00	0,00	X
85P	4	1	M	29.12.2009	26.2.2010	57	0,967	0,967	0,00%	0,701	17,023	22,940	25,230	31,13	86,62	94,39	96,95	980
23P	3	1	M	22.12.2009	2.3.2010	70	0,832	0,832	0,00%	0,519	18,700	20,671	22,900	31,48	92,15	98,68	102,95	974
23P	3	2	M	22.12.2009	2.3.2010	70	0,905	0,905	0,00%	0,560	20,096	23,601	26,659	30,31	88,09	91,85	93,87	974
41P	3	1	F	22.12.2009	2.3.2010	70	0,911	0,911	0,00%	0,567	16,390	18,350	19,950	30,15	82,35	89,77	90,98	974
85P	3	1	F	22.12.2009	2.3.2010	70	0,995	0,995	0,00%	0,629	16,755	13,687	15,599	32,99	82,94	82,71	85,13	974
41P	4	1	M	1.1.2010	2.3.2010	61	0,963	0,963	0,00%	0,570	18,146	20,537	25,535	30,48	85,35	93,80	95,56	974
85P	6	1	F	26.1.2010	6.4.2010	70	1,186	1,186	0,00%	0,692	18,392	15,835	18,091	33,50	81,09	85,09	88,67	940
85P	6	2	X	26.1.2010	6.4.2010	70	1,235	1,059	14,25%	0,536	0,000	0,000	0,000	31,71	0,00	0,00	0,00	X
23P	9	2	F	16.2.2010	27.4.2010	71	1,005	0,915	10,35%	0,550	15,034	22,745	21,298	29,34	85,12	90,34	92,32	919
23P	9	1	F	16.2.2010	27.4.2010	71	0,975	0,975	0,00%	0,539	14,422	0,000	0,000	33,92	81,33	0,00	0,00	X
23P	9	2	F	16.2.2010	27.4.2010	71	1,005	0,901	10,35%	0,550	15,034	0,000	0,000	29,34	85,12	0,00	0,00	X
61P	9	2	F	16.2.2010	27.4.2010	71	0,910	0,883	2,97%	0,452	15,859	18,403	20,875	30,93	81,74	91,83	94,56	919
6P	9	2	F	23.2.2010	29.4.2010	66	0,974	0,879	9,75%	0,622	16,432	0,000	0,000	32,28	79,03	0,00	0,00	X
8P	9	2	M	19.2.2010	29.4.2010	70	1,201	1,109	7,66%	0,610	14,682	17,058	19,209	34,43	82,90	92,68	92,81	917
30P	9	2	F	23.2.2010	4.5.2010	71	1,098	1,005	8,47%	0,705	16,622	22,816	27,476	34,71	81,07	87,91	93,46	912
85P	9	2	M	19.2.2010	4.5.2010	75	1,204	1,084	9,97%	0,754	15,898	23,446	27,375	35,45	85,16	92,35	97,21	912
85P	10	1	M	2.3.2010	11.5.2010	69	1,133	1,133	0,00%	0,821	17,763	23,530	26,827	35,88	85,01	96,36	96,35	905
85P	10	2	F	2.3.2010	11.5.2010	69	1,152	1,096	4,86%	0,887	15,694	17,434	0,000	34,57	81,67	82,04	0,00	X
30P	10	2	F	9.3.2010	18.5.2010	69	1,095	1,025	6,39%	0,647	15,963	21,588	25,309	31,65	81,48	84,81	87,75	898
37P	11	2	F	9.3.2010	18.5.2010	69	1,087	1,022	5,98%	0,539	15,444	15,753	19,337	31,50	77,66	82,46	84,03	898
37P	11	1	F	9.3.2010	18.5.2010	69	1,123	1,123	0,00%	0,826	13,387	0,000	0,000	33,63	79,21	0,00	0,00	X
85P	11	1	X	9.3.2010	18.5.2010	69	1,185	1,185	0,00%	0,821	0,000	0,000	0,000	34,20	0,00	0,00	0,00	X
41P	12	1	F	12.3.2010	18.5.2010	66	0,959	0,959	0,00%	0,698	15,023	21,645	23,287	33,01	82,87	96,25	94,14	898
41P	12	2	M	12.3.2010	18.5.2010	66	0,966	0,966	0,00%	0,686	15,490	23,889	26,503	33,32	83,60	93,28	97,63	898
8P	12	1	M	9.3.2010	18.5.2010	69	1,043	1,043	0,00%	0,804	18,672	22,942	25,974	35,09	85,75	95,54	97,47	898
8P	12	2	F	9.3.2010	18.5.2010	69	1,003	0,953	4,99%	0,372	12,185	10,878	0,000	29,04	77,75	74,37	0,00	X
30P	12	2	F	26.3.2010	8.6.2010	72	1,212	1,124	7,26%	0,771	10,752	20,858	0,000	34,83	73,30	89,59	0,00	X
30P	12	1	M	26.3.2010	8.6.2010	72	1,196	1,196	0,00%	0,853	13,054	22,918	25,717	35,28	76,68	94,10	94,44	878
41P	15	1	F	1.4.2010	8.6.2010	67	0,975	0,975	0,00%	0,708	12,470	16,808	19,074	33,77	74,94	82,09	82,18	878
41P	15	2	M	1.4.2010	15.6.2010	74	0,986	0,881	10,65%	0,584	12,906	20,315	19,924	32,14	75,05	84,71	90,75	871
8P	15	1	M	6.4.2010	15.6.2010	69	1,134	1,134	0,00%	0,843	11,606	20,010	23,486	36,71	75,47	93,82	100,94	871
8P	15	2	F	6.4.2010	15.6.2010	69	1,109	1,005	9,38%	0,741	11,220	20,629	18,538	35,22	73,07	87,19	88,80	871
41P	16	2	F	13.4.2010	22.6.2010	69	0,991	0,926	6,56%	0,568	10,904	16,260	17,448	32,95	76,72	83,11	88,57	864
41P	16	1	M	13.4.2010	22.6.2010	69	0,995	0,995	0,00%	0,605	10,726	0,000	0,000	33,35	77,24	0,00	0,00	X
6P	15	1	M	16.4.2010	25.6.2010	69	0,933	0,933	0,00%	0,604	10,898	24,060	31,230	35,56	75,60	99,86	101,67	861
6P	15	2	F	16.4.2010	25.6.2010	69	0,932	0,864	7,30%	0,530	10,724	20,664	25,141	32,16	74,26	95,01	95,51	861

85P	15	1	F	16.4.2010	25.6.2010	69	1,061	1,061	0,00%	0,772	12,096	17,740	18,970	35,53	77,30	92,78	92,82	861
85P	15	2	M	16.4.2010	25.6.2010	69	1,116	1,040	6,81%	0,591	10,184	19,761	25,087	33,08	71,52	90,01	93,53	861
30P	14	2	F	19.4.2010	29.6.2010	70	1,144	1,096	4,20%	0,809	11,134	20,819	24,979	34,28	75,19	84,69	84,80	857
30P	14	1	M	19.4.2010	29.6.2010	70	1,106	1,106	0,00%	0,824	11,170	0,000	0,000	38,03	77,46	0,00	0,00	X
61P	14	1	X	20.4.2010	29.6.2010	69	0,865	0,865	0,00%	0,613	0,000	0,000	0,000	35,79	0,00	0,00	0,00	X
61P	14	2	X	20.4.2010	29.6.2010	69	0,825	0,750	9,09%	0,546	0,000	0,000	0,000	30,07	0,00	0,00	0,00	857
37P	16	1	F	20.4.2010	29.6.2010	69	1,022	1,022	0,00%	0,761	11,926	20,868	28,097	35,08	75,45	86,73	93,23	857
37P	16	2	M	20.4.2010	29.6.2010	69	1,027	0,946	7,89%	0,642	11,874	24,089	23,482	33,68	73,84	88,69	90,76	857
61P	15	1	M	4.5.2010	9.7.2010	65	0,903	0,903	0,00%	0,705	10,972	25,385	28,292	33,78	76,88	97,24	101,40	847
61P	15	2	F	4.5.2010	9.7.2010	65	0,880	0,780	11,36%	0,583	10,406	15,284	16,064	32,49	75,10	82,70	85,16	847
67P	15	1	X	27.4.2010	9.7.2010	72	1,043	1,043	0,00%	0,816	0,000	0,000	0,000	35,13	0,00	0,00	0,00	X
67P	15	2	X	27.4.2010	9.7.2010	72	1,129	1,077	4,61%	0,728	0,000	0,000	0,000	34,09	0,00	0,00	0,00	X
67P	16	1	M	4.5.2010	14.7.2010	70	1,177	1,177	0,00%	0,902	12,255	22,730	26,911	33,50	74,59	97,34	99,52	842
67P	16	2	F	4.5.2010	14.7.2010	70	1,082	1,034	4,44%	0,568	9,509	15,017	18,338	25,90	70,01	77,45	79,78	842
85P	17	1	M	4.5.2010	14.7.2010	70	1,072	1,072	0,00%	0,811	9,994	18,984	21,779	32,23	70,95	85,19	89,71	842
85P	17	2	F	4.5.2010	14.7.2010	70	1,026	0,929	9,45%	0,723	9,778	0,000	0,000	29,68	71,55	0,00	0,00	X
23P	16	1	M	11.5.2010	20.7.2010	69	0,953	0,953	0,00%	0,680	10,904	19,625	24,809	32,12	77,57	94,77	99,12	836
23P	16	2	M	11.5.2010	20.7.2010	69	0,957	0,872	8,88%	0,633	9,025	21,159	24,381	30,90	69,51	92,65	95,71	836
6P	17	1	M	14.5.2010	20.7.2010	66	0,841	0,841	0,00%	0,736	10,776	25,113	29,510	31,39	76,19	103,54	104,29	836
6P	17	2	F	14.5.2010	20.7.2010	66	1,062	0,894	15,82%	0,571	10,637	0,000	0,000	30,64	74,62	0,00	0,00	X
30P	16	1	F	19.5.2010	30.7.2010	71	1,106	1,106	0,00%	0,759	10,972	20,588	25,843	35,47	73,74	82,88	88,60	826
30P	16	2	F	18.5.2010	30.7.2010	72	1,070	0,949	11,31%	0,645	9,271	20,484	24,915	31,67	71,95	87,17	87,52	826
23P	17	1	M	25.5.2010	30.7.2010	65	0,936	0,936	0,00%	0,430	11,364	17,807	0,000	29,58	76,29	89,16	0,00	X
23P	17	2	M	25.5.2010	30.7.2010	65	1,008	0,883	12,40%	0,612	10,819	22,432	26,890	33,00	75,28	96,72	97,38	826
85P	18	1	M	1.6.2010	30.7.2010	59	1,049	1,049	0,00%	0,781	10,942	20,031	23,107	34,50	75,13	89,94	91,03	826
85P	18	2	F	1.6.2010	30.7.2010	59	1,092	0,985	9,80%	0,703	9,127	18,507	21,032	33,70	69,98	87,17	87,65	826
37P	19	1	M	20.5.2010	30.7.2010	70	1,079	1,079	0,00%	0,810	10,296	24,012	24,348	35,46	70,32	92,01	93,24	826
37P	19	2	M	20.5.2010	30.7.2010	70	1,058	0,954	9,83%	0,703	10,396	20,887	21,957	31,87	68,54	89,94	98,05	826
8P	19	1	F	21.5.2010	30.7.2010	69	1,109	1,109	0,00%	0,845	11,599	20,342	20,960	35,70	78,89	88,56	89,65	826
8P	19	2	F	21.5.2010	30.7.2010	69	1,083	0,963	11,08%	0,699	10,254	19,668	19,420	34,47	74,36	90,44	90,87	826
61P	17	1	M	28.5.2010	5.8.2010	67	0,892	0,892	0,00%	0,631	12,085	22,770	25,219	34,73	80,80	98,25	101,63	821
61P	17	2	F	28.5.2010	5.8.2010	67	0,874	0,778	10,98%	0,499	10,392	19,324	20,046	30,48	76,02	87,43	93,04	821

* šedou barvou jsou vyznačení manipulovaní jedinci

* kurzívou jsou vyznačení jedinci, kteří se nedožili konce pokusu (nebyla u nich zaznamenána všechna měření)

TAB. 2: *P. picta* - GLiMMix, logaritmovaná **hmotnost při vylíhnutí** jako závislá proměnná

	Effect (F/R)	df Effect	MS Effect	df Error	MS Error	F	p
LogHmVejce	*Fixed	1	1,146807	17,63147	0,020311	56,46242	0,000001
pohlaví	*Fixed	1	0,042982	72,00512	0,016059	2,67645	0,106206
manipulace	Fixed	1	0,324036	71,65196	0,016099	20,12756	0,000027
samice	Random	9	0,023704	64,00000	0,015117	1,56804	0,144121

TAB. 3: *P. picta* - GLiMMix, logaritmovaná **SVL při vylíhnutí** jako závislá proměnná

	Effect (F/R)	df Effect	MS Effect	df Error	MS Error	F	p
LogHmVejce	*Fixed	1	0,157871	14,52724	0,005302	29,77520	0,000074
pohlaví	*Fixed	1	0,009238	66,62672	0,003347	2,76050	0,101317
manipulace	Fixed	1	0,025345	65,65737	0,003365	7,53214	0,007808
samice	Random	9	0,006863	64,00000	0,002913	2,35564	0,022945

TAB. 4: *P. picta* - GLiMMix, logaritmovaná **konečná hmotnost** jako závislá proměnná

	Effect (F/R)	df Effect	MS Effect	df Error	MS Error	F	p
LogHmVejce	*Fixed	1	0,010380	15,67541	0,002534	4,09664	0,060358
pohlaví	*Fixed	1	0,110408	48,68707	0,001772	62,31885	0,000000
manipulace	Fixed	1	0,001105	43,10712	0,001842	0,59968	0,442928
samice	Random	9	0,003351	48,00000	0,001464	2,28890	0,031523

TAB. 5: *P. picta* - GLiMMix, logaritmovaná **konečná SVL** jako závislá proměnná

	Effect (F/R)	df Effect	MS Effect	df Error	MS Error	F	p
LogHmVejce	*Fixed	1	0,004008	14,92059	0,030191	0,13274	0,720719
pohlaví	*Fixed	1	0,457742	46,33527	0,020100	22,77280	0,000019
manipulace	Fixed	1	0,011464	40,45442	0,021037	0,54493	0,464656
samice	Random	9	0,041003	48,00000	0,016025	2,55869	0,017231

TAB. 6: *P. picta* – korelace **dobu inkubace, hmotnosti a SVL při vylíhnutí**

	incubation	LogHmHatch	LogSVLHatch
incubation	1.0000	,0215	,0141
	p= ---	p=,847	p=,899
LogHmHatch		1.0000	,7298
		p= ---	p=,000
LogSVLHatch			1.0000
			p= ---

TAB. 7: *P. picta* – ANCOVA vliv **pohlaví a věku na konečnou SVL**

	SS	Df	MS	F	p
Intercept	5,770222	1	5,770222	3031,003	0,000000
pohlaví (faktor)	0,111617	1	0,111617	58,630	0,000000
stáří (kovariáta)	0,000759	1	0,000759	0,399	0,530175
Error	0,110417	58	0,001904		

TAB. 8: *P. picta* - korelace logaritmovaných velikostních proměnných

	doba inkubace	LogHmVejce	LogHmHatch	LogHmFinal	LogSVLHatch	LogSVLFinal
doba inkubace	1.0000	,0599	-,1187	,0227	-,0885	,4388
	p= ---	p=,646	p=,362	p=,862	p=,498	p=,607
LogHmVejce		1.0000	,6828	-,0499	,5959	-,2161
		p= ---	p=,000	p=,703	p=,000	p=,094
LogHmHatch			1.0000	,1847	,7427	,0376
			p= ---	p=,154	p=0	p=,774
LogHmFinal				1.0000	,1092	,6219
				p= ---	p=,402	p=,000
LogSVLHatch					1.0000	,1457
					p= ---	p=,262
LogSVLFinal						1.0000
						p= ---

TAB. 9: *Goniurosaurus lichtenfelderi*

SAMEC	MLÁDĚ	POHLAVÍ MLÁDĚTE	DATUM		DĚLKA INKUBACE (dny)	HMOTNOST VEJCE (g)		MANIPULACE (kolik % žloutku bylo odsáto)	HMOTNOST JEDINCE (g)			SVL JEDINCE (mm)			STÁŘÍ JEDINCE K 20.2.2012 (dny)
			NAKLADENÍ	VYLÍHNUTÍ		PO NAKLADENÍ	PO MANIPULACI		PŘI VYLÍHNUTÍ	25.3.2011	20.2.2012	PŘI VYLÍHNUTÍ	25.3.2011	20.2.2012	
GLI18	1	F	7.7.2010	15.9.2010	68	1,775	1,775	0 %	1,675	5,898	15,613	44,85	66,39	86,77	515
GLI18	2	F	7.7.2010	15.9.2010	68	1,71	1,599	6,49%	1,57	6,219	14,782	43,02	65,19	83,69	515
GLI 16	1	F	5.8.2010	27.9.2010	52	1,957	1,957	0 %	1,785	5,745	14,698	45,01	64,74	84,93	503
GLI 16	2	M	5.8.2010	27.9.2010	52	1,977	1,789	9,51%	1,598	4,489	15,085	44,05	59,7	88,26	503
GLI1	1	M	12.8.2010	13.10.2010	61	1,342	1,342	0 %	1,452	5,344	14,958	42,29	65,11	86,53	487
GLI1	2	F	12.8.2010	13.10.2010	61	1,409	1,168	17,10%	1,363	4,845	13,622	41,99	62,59	82,29	487
GLI118	1	M	1.9.2010	2.11.2010	61	1,866	1,866	0 %	1,796	5,791	16,225	45,05	64,47	91,01	468
GLI118	2	M	1.9.2010	2.11.2010	61	1,885	1,699	9,87%	1,529	4,843	14,115	43,93	60,09	87,05	468
GLI116	1	F	5.10.2010	3.12.2010	58	1,801	1,801	0 %	1,791	4,285	9,758	45,12	56,41	85,25	437
GLI116	2	F	5.10.2010	3.12.2010	58	1,717	1,606	6,46%	1,622	4,005	11,765	44,72	54,85	84,22	437
GLI119	1	M	15.11.2010	18.1.2011	63	1,72	1,72	0 %	1,754	3,868	16,474	44,93	54,01	88,04	392
GLI119	2	M	15.11.2010	18.1.2011	63	1,757	1,59	9,50%	1,599	3,574	15,896	44,22	52,98	84,95	392
GLI16	1	M	15.11.2010	18.1.2011	63	1,633	1,633	0 %	1,574	3,796	14,337	43,95	54,08	87,62	392
GLI16	2	F	15.11.2010	18.1.2011	63	1,629	1,525	6,38%	1,448	3,454	13,995	42,33	53,64	86,9	392
GLI25	1	M	18.12.2010	3.2.2011	45	1,575	1,575	0 %	1,357	2,801	12,469	42,34	49,78	81,63	377
GLI25	2	M	18.12.2010	3.2.2011	45	1,561	1,339	14,22%	1,196	2,684	11,778	41,06	48,37	81,21	377

* šedou barvou jsou vyznačeni manipulovaní jedinci

TAB. 10: *G. lichtenfelderi* - ANOVA, logaritmovaná **hmotnost při vylíhnutí** jako závislá proměnná

	Effect - (F/R)	df - Effect	MS - Effect	df - Error	MS - Error	F	p
logHmVejce	*Fixed	1	0.089737	6.771736	0.009817	9.14086	0.020082
pohlaví	*Fixed	1	0.006119	7.254461	0.006426	0.95233	0.360540
manipulace	Fixed	1	0.044399	6.759785	0.000687	64.61362	0.000107
samec	Random	7	0.007834	5.000000	0.000592	13.22517	0.005885

TAB. 11: *G. lichtenfelderi* - ANOVA, logaritmovaná **SVL při vylíhnutí** jako závislá proměnná

	Effect - (F/R)	df - Effect	MS - Effect	df - Error	MS - Error	F	p
logHmVejce	*Fixed	1	14.30489	6.380104	1.057170	13.53130	0.009279
pohlaví	*Fixed	1	0.23899	7.682526	0.733834	0.32567	0.584518
manipulace	Fixed	1	4.49376	5.652160	0.186726	24.06605	0.003183
samec	Random	7	0.86807	5.000000	0.177687	4.88540	0.049809

TAB. 12: *G. lichtenfelderi* - ANOVA, logaritmovaná **konečná hmotnost** jako závislá proměnná

	Effect - (F/R)	df - Effect	MS - Effect	df - Error	MS - Error	F	p
logHmVejce	*Fixed	1	0.006315	6.629634	0.042283	0.149355	0.711255
pohlaví	*Fixed	1	0.030200	7.411043	0.028273	1.068135	0.333910
manipulace	Fixed	1	0.000667	6.090476	0.004568	0.146020	0.715347
samec	Random	7	0.034090	5.000000	0.004176	8.162416	0.017222

TAB. 13: *G. lichtenfelderi* - ANOVA, logaritmovaná **konečná SVL** jako závislá proměnná

	Effect - (F/R)	df - Effect	MS - Effect	df - Error	MS - Error	F	p
logHmVejce	*Fixed	1	0.002868	5.914740	0.001224	2.342148	0.177495
pohlaví	*Fixed	1	0.001135	8.176583	0.000911	1.245313	0.296169
manipulace	Fixed	1	0.001173	5.372154	0.000382	3.074705	0.135822
samec	Random	7	0.001041	5.000000	0.000373	2.793205	0.137928

TAB. 14: *G. lichtenfelderi* – korelace **stáří (dny) konečné hmotnosti a velikosti**

	stáří	SVLFinal	HmFinal
stáří	1.0000	.2110	.2798
	p= ---	p=.433	p=.294
SVLFinal		1.0000	.5550
		p= ---	p=.026
HmFinal			1.0000
			p= ---

TAB. 15: *G. lichtenfelderi* - korelace logaritmovaných velikostních proměnných

	Doba inkubace	LogHmVejce	LogSVLhatch	LogHmHatch	LogHmFinal	LogSVLFinal
Doba inkubace	1.0000	-.0110	.3132	.4099	.4594	.4388
	p= ---	p=.968	p=.238	p=.115	p=.073	p=.089
LogHmVejce		1.0000	.7416	.6731	.1459	.4474
		p= ---	p=.001	p=.004	p=.590	p=.082
LogSVLhatch			1.0000	.9560	.1946	.6040
			p= ---	p=.000	p=.470	p=.013
LogHmHatch				1.0000	.2636	.6560
				p= ---	p=.324	p=.006
LogHmFinal					1.0000	.5550
					p= ---	p=.026
LogSVLFinal						1.0000
						p= ---

SEZNAM POUŽITÉ LITERATURY

- Andrews, R., and A. S. Rand. 1974. Reproductive Effort in Anoline Lizards. *Ecology* **55**:1317-1327.
- Ashton, K. G. 2005. Life History of a Fossorial Lizard, *Neoseps reynoldsi*. *Journal of Herpetology* **39**:389-395.
- Bertram, D. F., and R. R. Strathmann. 1998. EFFECTS OF MATERNAL AND LARVAL NUTRITION ON GROWTH AND FORM OF PLANKTOTROPHIC LARVAE. *Ecology* **79**:315-327.
- Brzęk, P., K. Kohl, E. Caviedes-Vidal, and W. H. Karasov. 2009. Developmental adjustments of house sparrow (*Passer domesticus*) nestlings to diet composition. *Journal of Experimental Biology* **212**:1284-1293.
- Congdon, J. D., and J. W. Gibbons. 1987. Morphological constraint on egg size: a challenge to optimal egg size theory? *Proceedings of the National Academy of Sciences* **84**:4145-4147.
- Cortés, P. A., M. Franco, P. Sabat, S. A. Quijano, and R. F. Nespolo. 2011. Bioenergetics and intestinal phenotypic flexibility in the microbiotherid marsupial (*Dromiciops gliroides*) from the temperate forest in South America. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology* **160**:117-124.
- Cox, R. M., and H. B. John-Alder. 2005. Testosterone has opposite effects on male growth in lizards (*Sceloporus* spp.) with opposite patterns of sexual size dimorphism. *Journal of Experimental Biology* **208**:4679-4687.
- Dantzer, B., A. E. M. Newman, R. Boonstra, R. Palme, S. Boutin, M. M. Humphries, and A. G. McAdam. 2013. Density Triggers Maternal Hormones That Increase Adaptive Offspring Growth in a Wild Mammal. *Science* **340**:1215-1217.
- Deeming, D. C., and G. F. Birchard. 2007. Allometry of egg and hatchling mass in birds and reptiles: roles of developmental maturity, eggshell structure and phylogeny. *Journal of Zoology* **271**:78-87.
- Dias, B. G., and K. J. Ressler. 2014. Parental olfactory experience influences behavior and neural structure in subsequent generations. *Nat Neurosci* **17**:89-96.
- Dol'nik, V. R. 2000. Allometry of reproduction in poikilotherm and homoiotherm vertebrates. *Biology Bulletin* **27**:591-600.
- Don, R. L. 1989. Density-Dependent Size Regulation in *Diadema Antillarum*: Effects on Fecundity and Survivorship. *Ecology* **70**:1414-1424.
- Drobney, R. D. 1984. Effect of Diet on Visceral Morphology of Breeding Wood Ducks. *The Auk* **101**:93-98.
- Du, W.-G., X. Ji, Y.-P. Zhang, X.-F. Xu, and R. Shine. 2005. Identifying sources of variation in reproductive and life-history traits among five populations of a Chinese lizard (*Takydromus septentrionalis*, Lacertidae). *Biological Journal of the Linnean Society* **85**:443-453.
- Fairbairn, D. J. 1997. ALLOMETRY FOR SEXUAL SIZE DIMORPHISM: Pattern and Process in the Coevolution of Body Size in Males and Females. *Annual Review of Ecology and Systematics* **28**:659-687.
- Foss, L. K., and L. K. Rieske. 2003. Species-specific differences in oak foliage affect preference and performance of gypsy moth caterpillars. *Entomologia Experimentalis et Applicata* **108**:87-93.
- Fox, C., and T. Mousseau. 1996. Larval host plant affects fitness consequences of egg size variation in the seed beetle *Stator limbatus*. *Oecologia* **107**:541-548.
- Galloway, L. F. 2005. Maternal effects provide phenotypic adaptation to local environmental conditions. *New Phytologist* **166**:93-100.

- Gil, D., A. Marzal, F. de Lope, M. Puerta, and A. P. Møller. 2006. Female house martins (*Delichon urbica*) reduce egg androgen deposition in response to a challenge of their immune system. *Behavioral ecology and sociobiology* **60**:96-100.
- Gliwicz, Z. M., and C. Guisande. 1992. Family planning in *Daphnia*: resistance to starvation in offspring born to mothers grown at different food levels. *Oecologia* **91**:463-467.
- Godsave, S. F., R. Lohmann, R. P. M. Vloet, and M. Gahr. 2002. Androgen receptors in the embryonic zebra finch hindbrain suggest a function for maternal androgens in perihatching survival. *The Journal of Comparative Neurology* **453**:57-70.
- Gregory, T. R. 2002. A BIRD'S-EYE VIEW OF THE C-VALUE ENIGMA: GENOME SIZE, CELL SIZE, AND METABOLIC RATE IN THE CLASS AVES. *Evolution* **56**:121-130.
- Guayasamin, J. M., T. Krynak, K. Krynak, J. Culebras, and C. R. Hutter. 2015. Phenotypic plasticity raises questions for taxonomically important traits: a remarkable new Andean rainfrog (*Pristimantis*) with the ability to change skin texture. *Zoological Journal of the Linnean Society* **173**:913-928.
- Hammond, K. A., and B. A. Wunder. 1991. The Role of Diet Quality and Energy Need in the Nutritional Ecology of a Small Herbivore, *Microtus ochrogaster*. *Physiological Zoology* **64**:541-567.
- Hedges, S. B. 2008. At the lower limit of size in snakes: two new species of threadsnakes (Squamata: Leptotyphlopidae: Leptotyphlops) from the Lesser Antilles. *Zootaxa* **1841**:1-30.
- Holbrook, G. L., and C. Schal. 2004. Maternal investment affects offspring phenotypic plasticity in a viviparous cockroach. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **101**:5595-5597.
- Chadwick, W., and T. J. Little. 2005. A parasite-mediated life-history shift in *Daphnia magna*. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* **272**:505-509.
- Jackman, T. R., A. M. Bauer, E. Greenbaum, F. Glaw, and M. Vences. 2008. Molecular phylogenetic relationships among species of the Malagasy-Comoran gecko genus *Paroedura* (Squamata: Gekkonidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* **46**:74-81.
- Jarrett, J. N. 2009. Predator-Induced Defense in the Barnacle *Chthamalus fissus*. *Journal of Crustacean Biology* **29**:329-333.
- Kehoe, F. P., C. D. Ankney, and R. T. Alisauskas. 1988. Effects of dietary fiber and diet diversity on digestive organs of captive Mallards (*Anas platyrhynchos*). *Canadian Journal of Zoology* **66**:1597-1602.
- King, B. H. 1996. Sex ratio responses to other parasitoid wasps: Multiple adaptive explanations. *Behavioral ecology and sociobiology* **39**:367-374.
- Kratochvíl, L., and D. Frynta. 2002. Body size, male combat and the evolution of sexual dimorphism in eublepharid geckos (Squamata: Eublepharidae). *Biological Journal of the Linnean Society* **76**:303-314.
- Kratochvíl, L., and D. Frynta. 2006. Body-size effect on egg size in eublepharid geckos (Squamata: Eublepharidae), lizards with invariant clutch size: negative allometry for egg size in ectotherms is not universal. *Biological Journal of the Linnean Society* **88**:527-532.
- Kristan, D. M., and K. A. Hammond. 2003. Physiological and Morphological Responses to Simultaneous Cold Exposure and Parasite Infection by Wild-Derived House Mice. *Functional Ecology* **17**:464-471.
- Kubička, L., A. Golinski, H. John-Alder, and L. Kratochvíl. 2013. Ontogeny of pronounced female-biased sexual size dimorphism in the Malaysian cat gecko (*Aeluroscalabotes felinus*: Squamata: Eublepharidae): A test of the role of testosterone in growth regulation. *General and Comparative Endocrinology* **188**:183-188.

- Kubička, L., and L. Kratochvíl. 2009. First Grow, Then Breed and Finally Get Fat: Hierarchical Allocation to Life-History Traits in a Lizard with Invariant Clutch Size. *Functional Ecology* **23**:595-601.
- Leutenegger, W. 1979. Evolution of litter size in Primates. *The American Naturalist* **114**:525-531.
- Liu, Q.-S., and D.-H. Wang. 2007. Effects of diet quality on phenotypic flexibility of organ size and digestive function in Mongolian gerbils (*Meriones unguiculatus*). *Journal of Comparative Physiology B* **177**:509-518.
- Lui, J. C., and J. Baron. 2011. Mechanisms Limiting Body Growth in Mammals. *Endocrine Reviews* **32**:422-440.
- Madsen, T., and R. Shine. 1996. Determinants of reproductive output in female water pythons (*Liasis fuscus*: Pythonidae). *Herpetologica* **52**:146-159.
- Mierop, L. H. S. V., and S. M. Barnard. 1976. Thermoregulation in a brooding female Python molurus bivittatus (Serpentes: Boidae). *Copeia* **1976**:398-401.
- Naya, D. E., L. A. Ebensperger, P. Sabat, and F. Bozinovic. 2008. Digestive and metabolic flexibility allows female degus to cope with lactation costs. *Physiol Biochem Zool* **81**:186-194.
- Olsson, M., and R. Shine. 1997. The seasonal timing of oviposition in sand lizards (*Lacerta agilis*): why early clutches are better. *Journal of Evolutionary Biology* **10**:369-381.
- Pokorná, M., M. Rábová, P. Ráb, M. A. Ferguson-Smith, W. Rens, and L. Kratochvíl. 2010. Differentiation of sex chromosomes and karyotypic evolution in the eye-lid geckos (Squamata: Gekkota: Eublepharidae), a group with different modes of sex determination. *Chromosome research* **18**:809-820.
- Prabhakaran, R., M. Misra, K. K. Miller, K. Kruczek, S. Sundaralingam, D. B. Herzog, D. K. Katzman, and A. Klibanski. 2008. Determinants of Height in Adolescent Girls With Anorexia Nervosa. *Pediatrics* **121**:e1517-e1523.
- Prange, H. D., J. F. Anderson, and H. Rahn. 1979. Scaling of Skeletal Mass to Body Mass in Birds and Mammals. *The American Naturalist* **113**:103-122.
- Radder, R. S., D. A. Pike, A. E. Quinn, and R. Shine. 2009. Offspring sex in a lizard depends on egg size. *Current Biology* **19**:1102-1105.
- Radder, R. S., D. A. Warner, and R. Shine. 2007. Compensating for a bad start: catch-up growth in juvenile lizards (*Amphibolurus muricatus*, agamidae). *Journal of Experimental Zoology Part A: Ecological Genetics and Physiology* **307A**:500-508.
- Rahn, H., and A. Ar. 1974. The avian egg: incubation time and water loss. *The Condor* **76**:147-152.
- Rahn, H., C. V. Paganelli, and A. Ar. 1975. Relation of avian egg weight to body weight. *The Auk* **92**:750-765.
- Sheldon, B. C., J. Merila, A. Qvarnstrom, L. Gustafsson, and H. Ellegren. 1997. Paternal genetic contribution to offspring condition predicted by size of male secondary sexual character. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **264**:297-302.
- Shine, R. 1988. The evolution of large body size in females: a critique of Darwin's "fecundity advantage" model. *American Naturalist*:124-131.
- Shine, R., and A. E. Greer. 1991. Why are Clutch Sizes More Variable in Some Species than in Others? *Evolution* **45**:1696-1706.
- Shine, R., S. Keogh, P. Doughty, and H. Giragossyan. 1998. Costs of reproduction and the evolution of sexual dimorphism in a 'flying lizard' *Draco melanopogon* (Agamidae). *Journal of Zoology* **246**:203-213.
- Shreeve, T. G. 1987. The mate location behaviour of the male speckled wood butterfly, *Pararge aegeria*, and the effect of phenotypic differences in hind-wing spotting. *Animal Behaviour* **35**:682-690.

- Sinervo, B. 1990. The evolution of maternal Investment in lizards: an experimental and comparative analysis of egg size and its effects on offspring performance. *Evolution* **44**:279-294.
- Sinervo, B., and R. B. Huey. 1990. Allometric Engineering: An Experimental Test of the Causes of Interpopulational Differences in Performance. *Science* **248**:1106-1109.
- Smith, C. C., and S. D. Fretwell. 1974. The optimal balance between size and number of offspring. *The American Naturalist* **108**:499-506.
- Starck, J. M. 1999. Phenotypic flexibility of the avian gizzard: rapid, reversible and repeated changes of organ size in response to changes in dietary fibre content. *J Exp Biol* **202 Pt 22**:3171-3179.
- Starck, J. M., and K. Beese. 2001. Structural flexibility of the intestine of Burmese python in response to feeding. *J Exp Biol* **204**:325-335.
- Starostová, Z., L. Kratochvíl, and D. Frynta. 2005. Dwarf and Giant Geckos from the Cellular Perspective: The Bigger the Animal, the Bigger Its Erythrocytes? *Functional Ecology* **19**:744-749.
- Starostová, Z., L. Kubička, A. Golinski, and L. Kratochvíl. 2013. Neither male gonadal androgens nor female reproductive costs drive development of sexual size dimorphism in lizards. *J Exp Biol* **216**:1872-1880.
- Starostová, Z., L. Kubička, and L. Kratochvíl. 2010. Macroevolutionary pattern of sexual size dimorphism in geckos corresponds to intraspecific temperature-induced variation. *Journal of Evolutionary Biology* **23**:670-677.
- Stevenson, R. D., M. F. Hill, and P. J. Bryant. 1995. Organ and Cell Allometry in Hawaiian *Drosophila*: How to Make a Big Fly. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* **259**:105-110.
- Taborsky, B. 2006. Mothers determine offspring size in response to own juvenile growth conditions. *Biology Letters* **2**:225-228.
- Tanvez, A., M. Parisot, O. Chastel, and G. Leboucher. 2008. Does maternal social hierarchy affect yolk testosterone deposition in domesticated canaries? *Animal Behaviour* **75**:929-934.
- Triggs, A. M., and R. J. Knell. 2012. Parental diet has strong transgenerational effects on offspring immunity. *Functional Ecology* **26**:1409-1417.
- Viets, B. E., A. Tousignant, M. A. Ewert, C. E. Nelson, and D. Crews. 1993. Temperature-dependent sex determination in the leopard gecko, *Eublepharis macularius*. *Journal of Experimental Zoology* **265**:679-683.
- Walton, A., and J. Hammond. 1938. The maternal effects on growth and conformation in Shire horse-Shetland pony crosses. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* **125**:311-335.
- Weaver, M. E., and D. L. Ingram. 1969. Morphological Changes in Swine Associated with Environmental Temperature. *Ecology* **50**:710-713.
- Wikelski, M., and C. Thom. 2000. Marine iguanas shrink to survive El Niño. *Nature* **403**:37-38.
- Wilson, P. N., and D. F. Osbourn. 1960. Compensatory growth after undernutrition in mammals and birds. *Biol Rev Camb Philos Soc* **35**:324-363.