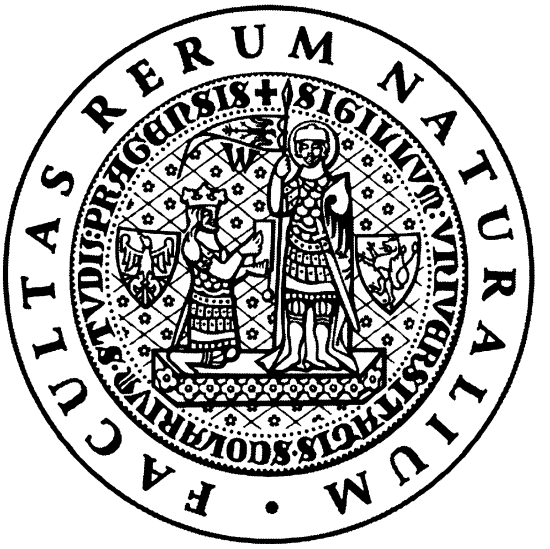
Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy v Praze

Katedra ekologie



Trade-off mezi velikostí a počtem vajec u vejcorodých obratlovců

Alexandra Špaldoňová

Bakalářská práce

Praha, srpen 2008

Vedoucí práce: RNDr. David Hořák

Poděkování:

Děkuji svému školiteli, RNDr. Davidovi Hořákovi, za vedení mé bakalářské práce a za obětavost, kterou při tom prokázal.

Obsah

Abstrakt..... 4
1. Úvod..... 5
2. Skupinová část..... 8
   2.1. Ryby (Pisces)..... 8
   2.2. Obojživelníci (Amphibia)..... 13
   2.3. Plazi (Reptilia)..... 16
   2.4. Ptáci (Aves)..... 20
3. Závěr..... 23
4. Seznam literatury..... 25

Abstrakt

Trade-off mezi velikostí a počtem vajec patří mezi nejvíce diskutované koncepty v teorii životních strategií. Samice vejcorodých druhů jsou schopny přizpůsobit velikost vajec, počet a velikost snůšek za účelem maximalizace počtu odchovaných mláďat a mohou také určovat množství ukládaného žloutku do jednotlivých vajec pod vlivem rozmanitých přírodních podmínek. U všech sledovaných tříd vejcorodých obratlovců je počet a velikost mláďat jednoznačně ovlivněn dostupností potravy. Omezení velikosti vejce množstvím rozpuštěného kyslíku ve vodě je evidentní u ryb a teplota okolního prostředí je významným faktorem ovlivňujícím velikost a počet mláďat především u ektodermů. Pokusy o demonstraci trade-off mezi velikostí a počtem vajec ve snůšce jsou zcela úspěšné na vyšších taxonomických úrovních, ale často selhávají na úrovni jedinců uvnitř populací.

Klíčová slova: bet-hedging, dostupnost potravy, latitudinální trend, teplota, trade-off, velikost snůšky, velikost těla samice, velikost vejce,

Abstract

Trade-off between offspring size and number belongs to the most discussed concepts in the life history theory. Female of oviparous species should adjust egg size, the number and size of clutches to maximize the number of offspring produced and can also determine adjusting the amount of yolk allocated to individual eggs under different environmental conditions.
Both number of offspring and clutch size in all watched oviparous vertebrates are significantly affected by prey availability. Limitation of egg size by amount of oxygen dissolved in water is demonstrable in fishes, and temperature of environment is significant factor which affected number and size of offspring in ectoderms above all. Attempts about demonstration trade-off between size and number of eggs are entirely successful at higher taxonomic levels, but often fail at level of individual within populations.

Keywords:, bet-hedging, clutch size, egg size, female body size, food availability, latitudinal trend, temperature, trade-off

1. Úvod

Teorie životních strategií (life history theory) predikuje nespočet trade-offs mezi charakteristikami životní strategie (life history traits). Jeden ze základních trade-off je mezi velikostí a počtem potomků (Smith & Fretwell 1974, Sargent 1987, Stearns 1989). Studuje se zejména u vejcorodých živočichů, protože velikost a počet vajec se dají dobře měřit.

Samice musí udržet rovnováhu v alokaci svých energetických rezerv mezi mnoha malými nebo málo velkými vejci, přičemž velká vejce mají pomalejší vývoj, ale velká mláďata často lépe přežívají (Kaplan 1989, Stearns 1992). Tento předpoklad naznačuje, že by samice mohly eventuelně kdykoli produkovat větší mláďata, čímž by potenciálně zvýšily jejich přežívání a tudíž i vlastní reprodukční úspěch. Nicméně, celkové zdroje dostupné k reprodukci jsou u každé samice omezené, proto nemůže zvětšit velikost mláďat bez toho, aby zmenšila jejich počet. Tudíž rozhodnutí samice produkovat málo velkých nebo hodně malých vajec, velkou měrou odráží adaptivní strategii samice maximalizovat počet přeživších mláďat (Einum & Fleming 2000).

Velikost vejce je obvykle definována jako jeho hmotnost nebo objem. Výhoda z velikosti vejce vyplývá z množství žloutku, tj. energie dostupné pro mládě a určuje velikost mláděte v době líhnutí (Olsson et al. 2002). Mláďata vylíhlá z větších vajec mají relativně nižší mortalitu, rychlejší růst a dospívají za mnohem kratší dobu (Kaplan 1989, Stearns 1992), zatímco mláďata vylíhlá z menších vajec jsou méně schopna odolat stresu z kompetice, predaci a dalším negativním vlivům prostředí (Sargent et al. 1987).

Velikost snůšky je definována jako reprodukční výkonnost samice a je charakteristická pro každý druh (Salthe 1969). Velikost snůšky se zmenšuje se zvyšující se populační hustotou, která souvisí s vyšší kompeticí o zdroje (Salthe 1969). Sezónní pokles ve velikosti snůšky může být adaptivní odpovědí na zhoršující se podmínky prostředí v pozdním období reprodukce a zmírňuje riskování reprodukčního neúspěchu (Lips 2001). Může být vysvětlen mechanismem trade-off, kdy zmenšení velikosti snůšky umožní produkci větších vajec a tedy i větších mláďat s vyšší životaschopností nebo teorií bet-hedging (Capinera 1979), která umožňuje měnit velikost a počet vajec ve snůšce přesně s variabilitou prostředí (James & Whitford 1994).

Velikost a počet mláďat ve snůšce ovlivňují především ekologické faktory jako dostupnost potravy, teplota prostředí, tlak predace a fyziologická omezení jako je velikost a tvar těla samice (Ford & Siegel 1989, Radder et al. 2008). Velikost vajec může modifikovat

velikost snůšky, zvláště když je velikost vejce často dědičná, zatímco velikost snůšky nikoli (Lessells et al. 1989, Radder et al. 2008).

Trade-off mezi velikostí a počtem vajec ve snůšce závisí od toho, zda li samice v reprodukčním úsilí využívá uložené zdroje (capital breeders) nebo zdroje získané během rozmnožování (income breeders) anebo kombinací obou předchozích (Stearns 1992). U samic, které se při reprodukci spoléhají na uložené zásoby, se očekává zobrazení pozitivního vztahu mezi tělesnou kondicí a celkovým reprodukčním úsilím. Naopak u samic, které nabývají zdroje, až během rozmnožování se tento vztah neočekává, spíše je jejich celkové reprodukční úsilí úměrné zdrojům nabytým během reprodukce. Individuální variabilita v tělesné kondici v rámci těchto dvou strategií může zastínit očekávaný trade-off mezi velikostí a počtem vajec (Rhen et al. 2006).

Trade-off mezi velikostí a počtem vajec je během jednotlivých reprodukčních událostí evidentní jak u iteroparních živočichů, kteří své reprodukční úsilí rozdělují do mnoha událostí, tak i u semelparních, kteří se rozmnožují jednou za život (Hautekeete et al. 2008). Vysoké investice do současné reprodukce u dlouho žijících druhů jsou vzácné, protože i malé snížení pravděpodobnosti přežívání rodičů může mít za následek dramatickou redukci v počtu následujících reprodukčních pokusů a v předávání jejich genů do dalších generací. U krátce žijících druhů naopak rodiče investují do reprodukce i výlohy z jejich přežívání (Messina & Fox 2001).

Existuje velké množství modelů, které popisují vztah mezi velikostí a počtem vajec ve snůšce, ale častokrát nejsou vhodné pro mnoho organismů. Na příklad existují modely, které předpokládají zvyšování fitness mláďat za současného zvětšování velikosti vajec (Hendry et al. 2001). Přežívání mláďat během určitých stádií jejich vývoje může být značně proměnlivé, proto se zvětšující se velikostí vajec se může snižovat jejich přežívání ve vodním prostředí, kde je daný určitý limit velikosti vejce průchodností potřebného množství kyslíku k zárodku (Lee & Strathmann 1998). Existují také modely, které neberou v úvahu vliv maternálního efektu (Kolbe & Janzen 2001) na celkový reprodukční výkon přestože je evidentní, že větší samice mají větší celkovou produktivitu vajec a jsou schopny vybrat a uhájit lepší habitat pro svoje potomky než samice menší (Hendry et al. 2001).

První model vytvořil David Lack (1947). Má dlouholetou tradici v evoluční biologii a je důležitým základem pro teorii životních strategií. Jeho hypotéza se týká počtu vajec ve snůšce u altriciálních ptáků. Jestliže počet přeživších mláďat klesá se zvětšující se velikostí snůšky, například pro větší kompetici o potravu, ustaví se středně velká snůška, zvaná

„Lackova snůška". Tato snůška obsahuje optimální počet vajec, a tudíž se stává produktem nejvyššího počtu odchovaných mláďat, která maximalizují produkci snůšky a potažmo i fitness rodičů. Stabilizující selekce by měla udržet velikost této snůšky až do doby, kdy se změnou ekologických podmínek upraví vztah mezi počtem vajec a přežíváním mláďat (Smith a Fretwell 1974). Pro mnoho druhů, ale neznamená optimální velikost snůšky maximální počet vajec, které je samice schopna naklást. Protože energetické zdroje jsou omezené, nemůže samice tvořit neomezeně velké snůšky, a proto se zde objevuje trade-off mezi počtem mláďat a množstvím zdrojů investovaných do nich (Blackburn 1991b). Tento model ale nebere ohled na další možná trade-offs, jako jsou reprodukce vs. budoucí přežívání rodiče, současná vs. budoucí reprodukce a dále ignoruje variabilitu mezi jednotlivými sezónami, snůškový parazitismus nebo náklady na tvorbu dalšího vejce (Messina & Fox 2001).

Kompromis mezi produkcí mnoha malých vajec nebo málo velkých teoreticky studovali Smith a Fretwell (1974). Prvním předpokladem jejich studie bylo, že fitness mláďat se zvyšuje se zvětšující se velikostí mláděte, tedy fitness mláďat se zvyšuje s větší rodičovskou investicí do potomstva. Druhým předpokladem byl trade-off mezi velikostí a počtem mláďat, který říká, že počet mláďat nutně klesá s tím, jak se investice rodičů do jednotlivých mláďat zvyšuje. Jejich model ilustruje tři základní hypotézy, které se staly podnětem pro další experimentální i teoretické úvahy: za prvé, fitness mláděte se zvyšuje s jeho velikostí, za druhé, vzniká evoluční konflikt mezi zájmy rodičů a jejich potomků a za třetí, každá environmentální variabilita, která mění vztah mezi investicí do počtu mláďat a jejich fitness, může také změnit optimální velikost mláďat v populaci (Messina & Fox 2001). Tento model nebere v úvahu důležitá morfologická ani fyziologická omezení samice a také předpokládá, že selekce vždy upřednostňuje zvyšování počtu a velikosti vajec (Stearns 1992). Avšak samice, které kladou četné snůšky během rozmnožovací sezóny, nejsou vždy schopny naklást všechna svá vejce předtím, než uhynou (Radder et al. 2008) nebo u druhů s rodičovskou péčí jsou větší snůšky hůře opečovávány a bráněny než snůšky menší (Tinbergen & Both 1990). Podobně mláďata ve velkých snůškách musí čelit kompetici či konfliktům, které opět snižují jejich fitness (Messina & Fox 2001).

Cílem mé práce je popsat trade-off mezi velikostí a počtem vajec ve snůšce v rámci tříd vejcorodých obratlovců a zabývat se faktory, které ho ovlivňují.

2. Skupinová část

2.1. Ryby (Pisces)

Ryby vykazují velmi široké rozpětí ve velikosti snůšek. Na příklad vejcoživorodá latimérie podivná (*Latimeria chalumnae*) má jedno mládě ve snůšce, které měří čtvrtinu délky jejího těla, zatímco slunečnice perská *(Mola mola*) produkuje až 200.000.000 velmi malých vajec na jednu snůšku (Winemiller & Rose 1993). Ryby rovněž produkují i nadbytek vajec, neboť v průměru velice malý díl přežije a vytvoří stabilní populace (Winemiller & Rose 1993). Samice se rozhoduje mezi produkcí málo velkých nebo mnoho malých vajec v závislosti na mnoha faktorech jako jsou například proměnlivost respektive stálost vodního prostředí, dostupnost potravy, množství vlastních energetických rezerv nebo kvalita habitatu (Duarte & Alcaraz 1989). Hlavním abiotickým faktorem ovlivňujícím reprodukční výkon ryb je teplota vody, která ovlivňuje proces dozrávání oocytů a dobu tření. Obecně platí, že při vyšších teplotách vody mají ryby tendenci zvyšovat množství energie vložené do rozmnožování a klást větší snůšky (Abdoli et al. 2005).

Rozmnožovací úsilí ryb roste s velikostí těla samice a tedy s množstvím energie dostupné k produkci vajec (Jonsson & Jonsson 1997). Kolm et al. (2006) ve své práci potvrdili, že velikost těla samice hraje hlavní úlohu při formování negativního vztahu mezi velikostí a počtem vajec ve snůšce. Jejich komparativní studie vychází z evolučního vývoje velikosti těla ryby z čeledi vrubozubcovití (*Cichlidae*). Samice po svých předcích zdědily veliké tělo, tudíž měly předpoklad pro kladení velkých snůšek s velikými vejci. Během evolučního vývoje však docházelo k postupnému zmenšování jak velikosti těla samice, tak i velikosti snůšky. V současné době je výsledkem tohoto procesu kombinace malých těl cichlid s malými snůškami velkých vajec. Z tohoto tedy vyplývá, že druhy s velkým tělem mají tendenci produkovat velké snůšky s malými vejci a druhy s malým tělem naopak produkují snůšky malé s velikými vejci. Hamilton & Poulin (2001) studovali otázku trade-off mezi velikostí a počtem vajec na sedmi populacích hlaváčka (*Gobiomorphus breviceps*). Když analyzovali data populací zvlášť, objevil se trade-off mezi velikostí a počtem vajec pouze u jedné z těchto populací, ale když analyzovali data všech populací dohromady, vyšla najevo silná pozitivní korelace mezi velikostí snůšky a velikostí těla samice. Podobně Heins et al.

(2004) při zkoumaní populace vrhače (*Etheostoma lyceum*) objevili slabou negativní závislost mezi velikostí a počtem vajec, ale oba tyto znaky jednoznačně korelovaly s velikostí těla samice. Objevený sezónní posun ve velikosti a počtu vajec ve snůšce může být projevem adaptivní fenotypové plasticity, která dovoluje samici produkovat velká, kompetičně více schopná mláďata na začátku sezóny, kdy je nízká potravní nabídka. Morita et al. (1999) při studiu populace sivena (*Salvelinus leucomaenis*), také potvrdil, že velikost a počet vajec ve snůšce je ovlivněna velikostí těla samice. Velké samice produkovaly větší počet vajec, která měla současně větší velikost. Počet vajec ve snůšce nesouvisel s velikostí samice, zatímco velikost vajec byla silně závislá na velikosti samice. Stejné výsledky dala i studie Johnston & Leggett (2002) na několika populacích candáta (*Stizostedion vitreum*). Zaznamenali mezipopulační trade-off mezi velikostí a počtem vajec ve snůšce a současně velikost vajec rostla s velikostí těla a věkem samice. K podobným závěrům došli Jonsson & Jonsson (1999), kteří studovali pstruha potočního (*Salmo trutta*). Reprodukční úsilí a počet vajec rostl s velikostí těla ryby a byl zde jasně viditelný vnitro i mezipopulační trade-off mezi velikostí a počtem vajec ve snůšce.

Wootton et al. (1990) uvažovali, že malé samice potřebují maximalizovat počet vajec, protože jejich produktivita je nízká, zatímco velké samice téhož druhu jsou schopny obětovat část své produktivity na zvýšení kvality vajec. Tuto teorii ve svých studiích potvrdili Morita et al. (1999) na populaci sivena a Quinn et al. (1995) u lososa nerky (*Oncorhynchus nerka*). Zcela k opačnému závěru došli Hendry et al. (2001) ve své studii na lososu nerka. Podle jejich závěrů je relativní prospěch ze zvětšování velikosti vajec a zvyšování kvality habitatu menší pro samici než pro mláďata, protože se zvětšováním vajec se musí současně snižovat jejich počet. Tudíž za předpokladu zvětšení těla samice, se počet vajec ve snůšce zvyšuje mnohem rychleji než jejich velikost. Proto samice s relativně vyšším reprodukčním úsilím produkují spíše více vajec než vejce větší. Stejné výsledky publikovali Einum & Fleming (2000) ve své studii na divoké populaci lososa obecného (*Salmo salar*). Také zjistili, že samice obětovaly velikost mláďat na zvýšení jejich počtu, i když obecně platí, že lépe přežívají větší mláďata. Myslí si, že maximalizace reprodukčního výkonu samice obětováním přežívání mláďat může být obecným fenoménem pro vysoce produktivní organismy.

Ačkoli produktivita mláďat větší velikosti často souvisí se snížením jejich počtu, tento jev převáží, když větší mláďata mají větší šance na přežití (Smith & Fretwell 1974). Basshey (2005) zkoumal tento jev na populaci pavího očka (*Poecilia reticulata*). Zjistil, že samice odpovídaly na omezení potravy jak zmenšením velikosti těla, tak i zmenšením počtu vajec,

ale současně produkovaly větší vejce. Autor se domnívá, že zvětšení velikosti vajec souvisí s vyvíjející se adaptací na konkurenční prostředí, kterému musí čelit nově narozená mláďata. Tyto výsledky podporují teorii, že v habitatech na zdroje bohatých dědičně fixovanou velikost reprodukčního úsilí samice přerozděluje do mnoho malých vajec, zatímco v habitatech na zdroje chudých do málo velkých vajec (Winemiller & Rose 1993).

Vliv kvality habitatu na produktivitu ryb byl studován jak na sladkovodních tak i mořských druzích. Quinn et al. (1995) při studiu lososa nerky zjistili, že velké samice kladou svá vejce do hrubšího štěrkopísku, kde voda proudí mnohem rychleji. Došli k závěru, že velké, dominantní samice mohou klást větší vejce, protože jsou schopny vybrat a ubránit lepší habitat, kde rychle proudící voda zásobuje nakladená vejce dostatečným množstvím kyslíku. Vlivem habitatu na trade-off mezi velikostí a počtem vajec u pstruha potočního se ve své studii zabývali Cervia et al. (1997). Z výsledků jejich studie vyplývá, že trade-off byl ovlivněn specifickými faktory místa trdliště. Při plně porostlém břehu vegetací pstruzi rostli pomaleji, méně se třeli a produkovali méně vajec, zatímco při břehu nezacloněném vegetací rostli rychleji a produkovali vajec více. Vysoce signifikantní korelaci zaznamenali mezi velikostí vajec a velikostí těla ryby pro všechny roky a potoky. Elgar (1990) studoval evoluční kompromis mezi málo velkými a hodně malými vejci u sladkovodních a mořských ryb z nadřádu kostnatých (Teleostei). Velikost snůšky se pohybovala v rozmezí 6 – 35 milionů vajec, nejmenší vejce měli 0,05 mm^3 kanicovití (Serranidae), největší měli 68,09 mm^3 lososovití (Salmonidae). Z výsledků bylo evidentní, že variabilita ve velikosti a počtu vajec souvisí s typem habitatu. Sladkovodní ryby měly jednoznačně větší vejce, ale menší počet než ryby mořské, což odůvodnil tím, že mořské prostředí favorizuje produkci větších snůšek jako výsledek nízkého přežívání juvenilních stádií pod tlakem predace. Po odstranění efektu velikosti těla samice prokázal jednoznačně negativní vztah mezi velikostí a počtem vajec ve snůškách u všech sledovaných čeledí. A současně prokázal jednoznačně pozitivní vztah mezi velikostí snůšky a délkou těla samice.

Abdoli et al. (2005) na populaci vranky obecné (*Cottus gobio*) prokázali, že teplota vody pozitivně ovlivnila reprodukční úsilí samic, protože s rostoucí teplotou vody se zvyšoval počet vajec ve snůškách. V pozdější době rozmnožovací sezóny pak hustota populace začala negativně ovlivňovat produktivitu samic. S větší hustotou populace se snižovala hojnost potravy, a tudíž klesal i počet kladených vajec ve snůškách. Zcela opačný vliv vnitrodruhové hustoty potěru na variabilitu ve velikosti vajec zaznamenali Gregersen et al. (2006). Ve své studii na populaci pstruha potočního zjistili, že hustota potěru pozitivně korelovala s velikostí

vajec. Výsledky tedy naznačují, že reprodukční strategie se mohou rozcházet v odpovědi na kvalitu prostředí na malém prostoru (<100 m) a mohou tak upřednostňovat větší investice do kvality mláďat.

Model optimální velikosti a počtu vajec může být nevhodný pro mnoho organismů, kteří kladou svá vejce do vodního prostředí, protože příliš velká vejce mohou mít problém s dostupností potřebného množství kyslíku (Hendry et al 2001). Ve vodním prostředí má kyslík nižší difuzní koeficient a nižší rozpustnost než ve vzduchu, proto o něj může uvnitř snůšky docházet ke kompetici (Lee & Strathmann 1998). Einum et al. (2002) se ve své studii rozhodli otestovat platnost této hypotézy a zjistit, zda může být velikost vajec omezením pro dostupnost kyslíku ve vodním prostředí. V prvním experimentu použili vejce pstruha potočního. Při vysokých hodnotách rozpuštěného kyslíku (14 mg/l) přežívala vejce dobře a nezávisle na své velikosti. Při hodnotách nižších (2,3 mg/l) se přežívání celkově snížilo a bylo vyšší pro vejce větší než pro malá. Tedy nesouhlasně s očekávaným předpokladem, nízké hodnoty rozpuštěného kyslíku upřednostňovaly větší velikost vajec než menší. Ve druhém experimentu Einum et al. (2002) použili vejce lososa obecného. Spotřeba kyslíku zde rostla se zvětšující se velikostí vajec. Tedy předpokládaná hypotéza byla opět v rozporu s výsledky experimentu, protože spotřeba kyslíku se zvyšovala s tím, jak rostla velikost vajec, tedy se zvětšovala i plocha využitelná k difuzi kyslíku a ke stavu hypoxie ani v jednom z experimentů nedošlo. Zcela odlišné výsledky zveřejnili ve své studii Hendry et al. (2001), kde uvádějí, že přežívání velkých vajec před líhnutím bylo nižší, zatímco přežívání větších mláďat bylo po vylíhnutí vyšší. Tyto výsledky přivedly autory k závěru, že ve vodním prostředí je přežívání vajec ovlivněno dostupností kyslíku a zvyšováním velikosti vajec se současně snižuje funkčnost obalu zajišťujícího difuzi.

Kinnison et al. (2001) ve své studii na populaci lososa čaviči (*Oncorhynchus tshawytscha*), objevili, že migrace na velké vzdálenosti silně ovlivňuje způsob rozdělování zdrojů. Migrace je spojena s vysokými energetickými náklady, proto u migrujících samic dochází ke snižování jak vlastních energetických zásob, tak současně se snižují i investice do tvorby vaječné hmoty. Z výsledků bylo patrné, že samice upřednostňuje zmenšování velikosti vajec před zmenšováním velikosti snůšky za současného zachování reprodukčního výkonu.

Teorie zvaná pozitivní latitudinální trend vypovídá o vztahu velikosti a počtu vajec ve snůšce v závislosti na zeměpisné šířce. Obecně platí, že s rostoucí zeměpisnou šířkou se zvyšuje počet vajec ve snůšce a toto zvýšení je doprovázeno zmenšováním velikosti vajec a jejich celkové biomasy (Beacham 1982). Rychlá inkubace malých vajec pozitivně ovlivňuje

úspěšné líhnutí v podmínkách s kratší rozmnožovací sezónou (Sinervo 1990). Touto otázkou se také zabývali Fleming & Gross (1990), kteří studovali vztah mezi počtem a velikostí vajec u lososa kisutch (*Oncorhynchus kisutch*). Studie prováděli na 17. populacích lososů rozšířených podél latitudinálního gradientu Severní Ameriky. Objevili jednoznačně pozitivní vztah mezi zeměpisnou šířkou a počtem vajec, nejsevernější populace produkovaly o 38% více vajec než nejjižnější populace. Autoři zaznamenali silně negativní vztah mezi zeměpisnou šířkou a velikostí vajec. Pozitivní latitudinální trend prokázali i Jonsson & Jonsson (1999) při studiu populace pstruha potočního v Norsku. V severněji položených oblastech (63°) produkovaly samice větší snůšky menších vajec než v oblastech jižněji položených (58°). Podobné výsledky získali Johnston & Leggett (2002) ve své studii na několika populacích candáta (*Stizostedion vitreum*). Průměrná velikost vajec se zmenšovala v závislosti na rostoucí zeměpisné šířce a poklesu průměrné roční teploty vody.

2.2. Obojživelníci (Amphibia)

Velikost vejce u obojživelníků je velmi citlivá na proměnlivost prostředí a proto vykazuje vysokou vnitro i mezipopulační variabilitu (Kaplan 1989). Je zde často evidentní rys fenotypové plasticity (Dziminski & Roberts 2005). Fenotypovou plasticitu lze měřit a chápat jako znak, který je dědičný a který může být za určitých podmínek pod silným selekčním tlakem a tudíž mít i adaptivní význam (Kaplan 1989).

Trade-off mezi velikostí a počtem vajec ve snůšce je očekáván, je li velikost těla samice omezením v reprodukčním výkonu (Kaplan & Salthe 1979). Lüddecke (2002) studoval na rosničce vysokohorské (*Hyla labialis*) trade-off mezi velikostí a počtem vajec v přímé souvislosti s nadmořskou výškou. Signifikantně větší a těžší samice žily ve vyšších nadmořských výškách (3.500 m n. m.) a kladly větší snůšky malých vajec. Menší samice žijící v nižších nadmořských výškách (2.000 m n. m.) kladly menší snůšky větších vajec. Při analýze populací velkých a malých samic dohromady, prokázal jednoznačně negativní vztah mezi velikostí a počtem vajec ve snůškách. Když ale analyzoval data velkých a malých samic zvlášť, negativní vztah prokázal jen u velkých samic. Signifikantně prokázal pozitivní vztah mezi velikostí snůšky a velikostí těla samice. Podobně Tejedo (1991) při studiu populací ropuchy krátkonohé (*Bufo calamita*) zaznamenal, že velké samice kladly velké snůšky velkých vajec. Existenci trade-off mezi velikostí a počtem vajec ve snůšce u žádné populace neprokázal. Podobně Dziminski & Alford (2005) studovali vnitrosnůškovou variabilitu vajec u patnácti tropických druhů žab žijících ve stromové savaně. Jednoznačně pozitivní vztah mezi počtem vajec ve snůšce a velikostí těla samice prokázali pouze u tří druhů. Trade-off mezi velikostí a počtem vajec neprokázali u žádného druhu.

Lips (2001) studovala reprodukční strategie stromové žáby rosničky (*Hyla calypsa*). Jednoznačně prokázala existenci trade-off mezi velikostí a počtem vajec ve snůšce a strategii bet-hedging (Capinera 1979). Tato strategie se objevuje u druhů žijících v prostředí, kde se podmínky mění nepředvídatelně, ať již vlivem přírodních disturbancí, změny klimatu nebo predačního tlaku. Výsledkem je produkce mláďat s vyšší variabilitou fenotypu ve snůšce, kdy někteří z nich přežijí ve stávajících podmínkách (Capinera 1979). U *Hyla calypsa* je patrná sezónní variabilita ve velikosti vajec a jejich průměr více varíruje uvnitř snůšky než mezi snůškami (Lips 2001). *Hyla calypsa* má dva hlavní vrcholy v kladení vajec a to v časné a pozdní sezóně. Vzhledem k tomu, že se na predaci snůšky největší měrou podílí larvy mouchy

octomilky (*Drosophila)* (Lips 2001), které se líhnou v pozdní sezóně, soustředila samice své reprodukční úsilí do rané sezóny, kdy klade velké snůšky velkých vajec. Snůšky, které samice klade uprostřed sezóny, jsou nejmenší a s nejmenšími vejci. Autorka se domnívá, že snůšky kladené během poslední třetiny rozmnožovací sezóny mají malí počet vajec, protože zásoby energie samice jsou ke konci sezóny již nízké, ale pod tlakem predace tvoří vejce téměř tak velká jako v sezóně první. Na základě těchto výsledků se také domnívá, že může jít o výsledek snažení samice rozprostřít riskování úmrtnosti potomků do četných snůšek.

Modely, které tvrdí, že fitnes mláďat se monotónně zvyšuje s velikostí vejce, předpokládají, že existuje jedna optimální velikost vejce, která maximalizuje rodičovskou fitnes (Hendry et al. 2001). Toto ale platí pouze za konstantních přírodních podmínek, protože je li kvalita jednotlivých prostředí různá, pak musí také existovat četná optima ve velikosti vajec (Fleming & Einum 2004). Dziminski & Roberts (2005) prováděli experiment u paropušky červenonohé (*Crinia georgiana*), která má velkou variabilitu ve velikosti vajec v rámci jedné snůšky i mezi snůškami. Objevili jednoznačnou pozitivní korelaci mezi počtem vajec ve snůšce a velikostí těla samice. Ačkoli větší samice produkovaly větší snůšky, nevytvářely větší vejce. Protože velikost vajec a množství potravy mělo vliv na délku pulců, jsou autoři toho názoru, že variabilita ve velikosti vajec ve snůšce i mezi snůškami je odpovědí na nepředvídatelnost prostředí. V takovém prostředí samice upřednostňují tvorbu malých vajec, protože malá vejce mají rychlejší vývoj (Salthe 1969).

Energii, kterou jedinec získává z potravy, přerozděluje do čtyř základních funkcí: výživy těla, růstu, reprodukce a do uložených zásob ve formě tuků (Kaplan & Salthe 1979). Lardner B. & Loman J. (2003) studovali v laboratorních podmínkách, jak vysoké nebo nízké dávky potravy ovlivní růst a reprodukční výkon samice skokana hnědého (*Rana temporaria*). Z výsledků bylo patrné, že dávky potravy měly přímý vliv jak na velikost těla samice, tak i na počet a velikost vajec ve snůšce. Velké samice kladly velké snůšky velkých vajec. Scott & Fore (1995) zkoumali vliv dostupnosti potravy na reprodukci u axolotla mramorovaného (*Ambystoma opacum*). Zjistili, že dobře živené samice dorůstaly větších tělesných rozměrů, měly vyšší zásoby tuků a kladly větší snůšky větších vajec. U samic špatně živených pak zaznamenali negativní vztah mezi velikostí a počtem vajec ve snůšce. K obdobným závěrům došli ve své studii Kaplan & Salthe (1979) na třech druzích mloků: axolotl mramorovaný, axolotl tygrovaný (*A. tigrinum*), axolotl skvrnitý (*A. maculatum*). Pozitivní vztah zaznamenali mezi velikostí snůšky a velikostí těla samice a z výsledků bylo také patrné, že velikost a počet vajec měly tendenci se zvyšovat spolu se zvětšující se velikostí těla samice. Negativní vztah

mezi velikostí a počtem vajec ve snůšce zaznamenali u všech sledovaných druhů. Podobně Hairston (1983) ve své studii na mločíku jordanovu (*Plethodon jordani*) prokázal, že určitá velikost těla samice je nutná k produkci dostatečně velkých snůšek a že z větších vajec se líhla větší mláďata, která měla lepší schopnost přežívat pod tlakem kompetice a predace.

Vliv proměnlivosti vodního prostředí na reprodukční strategie samic studoval Wilbur (1977) na čtyřech druzích sympatrických mloků: axolotl modroskvrnitý (*A. laterále),* axolotl skvrnitý (*A. maculatum*), axolotl tygrovaný (*A. tigrinum*), axolotl Trembayův (*A. tremblayi*). Tyto druhy kladou jen jednu snůšku za rok na okraje vodních nádrží. Výsledky experimentu ukázaly, že vyváženost mezi velikostí a počtem vajec ve snůškách odrážela volbu optimální velikosti vejce u druhů, které kladly svá vejce do nevysychajících nádrží. Axolotl modroskvrnitý kladl svá vejce naopak do vysychající nádrže a právě tyto vejce měly až o polovinu nižší váhu než ostatní druhy. Malá vejce mají rychlejší vývoj (Salthe 1969), proto tento jev vysvětlil autor jako adaptaci na rychle se měnící prostředí během larválního vývoje. Dospělci tohoto druhu jsou tedy malí a mají velké snůšky; podle všeho selekce zvětšila velikost snůšky za cenu malých vajec jako adaptaci na proměnlivost prostředí.

2.3. Plazi (Reptilia)

Plazi, kteří obsadili rozsáhlé latitudinální a altitudinální oblasti často vykazují mezipopulační variabilitu v life-history znacích, jako je velikost a tvar těla, celková produktivita samice a velikost mláďat (Xiang & Zu-Wang 2005). Tato variabilita může být odrazem adaptace na odlišné přírodní podmínky (Ford & Seigel 1989). Obecně platí, že samice žijící v teplejších oblastech kladou své snůšky dříve než samice žijící v chladných oblastech a velké samice téhož druhu kladou nejenom větší snůšky, ale i větší vejce, proto velikost těla samice je hlavním určujícím činitelem při celkové investici do reprodukce (Xiang & Zu-Wang 2005).

Xiang & Zu-Wang (2005) studovali trade off mezi velikostí a počtem vajec ve snůšce kobry čínské (*Naja atra*). Jednoznačně negativní vztah mezi velikostí a počtem vajec odhalili u všech sledovaných populací, jak ostrovních, tak i pevninských. Větší samice kladly větší snůšky malých vajec. K podobným závěrům došli Ford & Siegel (1989) ve své studii na třech druzích vejcorodých hadů: užovka červená (*Elaphe guttata*), chřestýšovec (*Trimeresurus flavoviridis*), chřestýšovec (*T. okinavensis*). Se zvětšující se velikostí těla samice se současně zvětšovala velikost snůšky. Negativní vztah mezi velikostí snůšky a velikostí vajec byl signifikantní u všech tří druhů. Podobné výsledky získal King (1993). Studoval faktory ovlivňující velikost a počet mláďat u živorodé užovky severoamerické (*Storeria dekayi*). Velikost těla samice a její kondice měly pozitivní vliv na počet mláďat ve vrhu. Větší samice a samice s lepší kondicí produkovaly více malých mláďat a tato mláďata měla horší tělesnou kondici. Negativní vztah mezi velikostí a počtem mláďat byl zřejmý především z velkých vrhů více menších mláďat. Ke zcela opačným výsledkům došly ve své studii Brown & Shine (2007) na vejcorodém hadovi (*Tropidonophis mairii*). Taktéž prokázali negativní vztah mezi velikostí a počtem vajec ve snůšce. Ale samice, které investovaly více energie do svých snůšek a byly v lepší kondici, měly tendenci klást více větších vajec.

Jaký má vliv množství potravy na reprodukční výkon samice zjišťovali Ford & Seigel (1989) na živorodé užovce kostkované (*Thamnophius marcianus*). Samice s nadbytkem potravy dorůstaly do větší velikosti a kladly větší snůšky. Velikost snůšky negativně korelovala s délkou a objemem vajec. Ve své studii Ford & Seigel (1992) taktéž na užovce kostkované neshledali, že by odlišnosti ve velikosti snůšek byly způsobeny variabilitou v množství potravy. Při měření velikosti mláďat však zaznamenali velké rozdíly. Samice, které přijímaly velké dávky potravy, kladly větší vejce než samice, které dostávaly potravy

málo. Podobné výsledky publikovali Ford & Seigel (1991) na užovce červené (*Elaphe guttata*). Samice, které dostávaly vysokoenergetickou stravu, produkovaly větší velikost a objem snůšek, než samice, které dostávaly nízkoenergetickou stravu. V další studii Ford & Seigel (2006) zkoumali variabilitu mezi velikostí a počtem vajec mezi snůškami užovky domácí (*Lamprophis fuliginosus*). Objevili silně negativní vztah mezi velikostí a počtem vajec ve všech sledovaných snůškách. Domnívají se, že tyto vysoké hodnoty korelace byly způsobeny opět dostatečným množstvím potravy. Radder & Shanbhang (2004) při studiu vejcorodé ještěrky (*Calotes versicolor*) prokázali negativní vztah mezi velikostí a počtem vajec ve snůšce. Velikost a tělesná kondice samice měly pozitivní vliv na velikost a objem snůšky, nikoli na velikost vajec ve snůšce. Xiang Ji et al. (2006) testovali hypotézu, zda samice při reprodukci rozděluje nabyté zdroje v optimálních částech mezi jednotlivé snůšky a také jednotlivá vejce. Samice bičochvosta amurského (*Takydromus septentrionalis*) klade jednu až sedm snůšek za sezónu. Samice produkovaly jednoznačně více vajec v první snůšce, v pozdějších snůškách pak málo větších vajec. Tento trend podle autorů souvisí s postupným zmenšováním energetických rezerv ke konci rozmnožovací sezóny. Prokázali trade-off mezi velikostí a počtem vajec a mezi reprodukčním úsilím a růstem. Větší samice vyprodukovaly více větších snůšek než samice menší. Velikost a objem snůšky a celkový roční reprodukční výkon měly pozitivní vztah k tělesné velikosti samice. Olsson & Madsen (2006) studovali vztah mezi velkostí a počtem mláďat u ještěrky obecné (*Lacerta agilis*). U tohoto druhu se velikost mláďat během samičího života snižuje až o 60% a současně se zvyšuje počet snůšek kladených za sezonu (Olsson & Madsen 2006). V roce, kdy měly samice relativně malou velikost, špatnou kondici a nízkou pravděpodobnost nabytí dostatečných energetických zdrojů, se pářily s více samci než v roce s dostatkem potravy. Poté samice produkovaly velká vejce a menší snůšky. Tyto výsledky potvrdily hypotézu, že v roce chudém na potravu kladou samice méně větších vajec, protože větší mláďata lépe přežívají. Naopak v roce s relativně dobrými zdroji produkovaly samice jak velká vejce, tak i velké snůšky.

Významným faktorem ovlivňujícím výsledky reprodukčního úsilí je také kondice samice (Erikstad et al. 1993). Ve své studii Rhen et al. (2001) presentují výsledky analýzy mezi několika reprodukčními znaky u samice gekončíka nočního (*Eublepharis macularius*). Snůška tohoto druhu obsahuje dvě vejce, ale samice vyprodukuje více snůšek za rozmnožovací sezónu a je aktivní několik let (Rhen et al. 2001). Celkové reprodukční úsilí bylo silně kondičně závislé v první sezoně - samice s dobrou kondicí na začátku první sezóny kladly větší vejce a více snůšek než samice se špatnou kondicí. Jsou toho názoru, že

variabilita v kondici samic zakryla trade-off mezi velikostí a počtem vajec. Postupně jak samice ztrácely na váze, zmenšovala se také velikost vajec v následujících snůškách. To podporuje teorii, že uložené zdroje byly využity na produkci vajec během první rozmnožovací sezony (Rhen et al. 2001). Výsledky nasvědčují tomu, že samice gekončíka nočního nejsou striktními capital breeders (samice využívající k reprodukci uložené zdroje). Podle Uller & Olsson (2005) trade-off mezi velikostí a počtem vajec vzniká ze dvou důvodů: limitací potravních zdrojů nebo prostorovým omezením tělní dutiny samice. Existenci trade-off zjišťovali u ještěrky živorodé (*Lacerta vivipara*). Jeho přítomnost neprokázali u samic, které kladly snůšky v přirozených podmínkách, u samic, které odchytili před ovulací a poskytli jim nadbytek potravy v laboratorních podmínkách, negativní vztah mezi velikostí a počtem vajec potvrdily. Existence trade-off byla podmíněna limitací potravy.

Kratochvíl & Frynta (2006) studovali vztah velikosti a počtu vajec ve snůšce samic z čeledi gekončíkovití (*Eublepharidae*). Tato skupina vykazuje velkou variabilitu ve velikosti těla samic, které kladou stále dvě vejce do snůšky. Autoři dokázali existenci silné mezidruhové korelace mezi velikostí vejce a velikostí těla samice. U velkých druhů je velikost vejce limitována mechanickým omezením při průchodu vejce pelvickým otvorem samice, zatímco u malých druhů může být omezením velikosti vejce negativní vztah mezi velikostí a počtem vajec, kdy příliš malé vejce nedovoluje úspěšný vývoj embrya. Gekončíkovití tudíž prezentují vzácnou výjimku z negativního vztahu mezi velikostí a počtem vajec, která je pravidlem u studenokrevných živočichů.

Olsson et al. (2002) u ještěrky živorodé sledovali vliv přerozdělování mateřských zdrojů na budoucí fitnes mláďat. Chirurgickým zákrokem odstranili část žloutku z ovariálního folikulu. Objevili silný negativní vztah mezi velikostí mláďat při narození a množstvím odstraněného žloutku. Mláďata, kterým byla odstraněna část žloutku, byla co do velikosti menší a byla v horší tělesné kondici, než kontrolní mláďata z téhož vrhu. Z výsledků manipulace velikostí mláďat je patrné, že samice produkují mláďata o něco větší než je minimální velikost vhodná k přežití, tedy produkují menší velikost mláďat, než jsou fyzicky schopny. Pomocí stejné metody manipuloval Sinervo (1990) s velikostí vajec leguánka (*Sceloporus occidentalis*). Avšak výsledky jeho studie byly zcela odlišné. Snůšky s experimentálně ošetřenými vejci se líhly mnohem rychleji a životaschopnost mláďat byla pozoruhodně vyšší, dokonce při i 50% odebraného žloutku. Současně prokázal existenci trade-off mezi velikostí a počtem vajec ve snůšce a pozitivní latitudinální trend ve velikosti snůšky. Velikost vajec se s latitudou zmenšovala.

Forsman & Shine (1995) odhalili značnou geografickou variabilitu ve velikosti a tvaru těla samice ještěrky (Lampropholis delicata.). Samice v jižních oblastech měly tendenci dospívat dříve a v menší velikosti a produkovaly velké snůšky s velkými vejci ve srovnání se samicemi v severnějších oblastech. Trade-off mezi velikostí a počtem vajec byl patrný uvnitř snůšek, ale ne mezi populacemi, což odůvodnili tím, že samice na jihu produkovaly velká vejce bez průvodního jevu zmenšování velikosti snůšky.

Ryan & Lindeman (2006) zkoumali na populaci želvy mapové (*Graptemys geographica*) vztah mezi velikostí těla samice, měřené jako délka krunýře a velikostí a počtem vajec ve snůšce. Objem snůšky pozitivně koreloval s délkou krunýře samice, proto menší samice kladly menší vejce než je optimální velikost z důvodu morfologického omezení a větší samice rozdělily reprodukční výkon jak mezi velikost tak i počet vajec. Booth (1998) při studiu dlouhokrčky (*Chelodina expansa*) zaznamenal slabý negativní vztah mezi velikostí a počtem vajec ve snůšce a současně slabou pozitivní korelaci mezi objemem a velikostí snůšky. Kolbe & Janzen (2001) na kajmance dravé (*Chelidra serpentina*) zkoumali vliv velikosti vajec na přežívání mláďat, neboť z větších vajec se obvykle líhnou větší mláďata, která mají vyšší šance na přežití (Stearns 1992). Tuto hypotézu se jim prokázat nepodařilo, naopak na přežívání mláďat u tohoto druhu měla rozhodující vliv poloha hnízda

2.4. Ptáci (Aves)

Podle teorie životních strategií by optimální velikost snůšky u altriciálních ptáků měla respektovat schopnost rodičů odchovávat mláďata (Godfray et al. 1991, Lapage et al. 1998). U krmivých ptáků představuje každé zvětšení snůšky vyšší nároky na rodiče (Tinbergen & Both 1999). Mláďata z velkých snůšek dostávají průměrně méně potravy než mláďata ze snůšek malých a opouštějí hnízdo s menší tělesnou hmotností a tedy s menšími předpoklady na přežití (Tinbergen & Both 1990). Tato hypotéza u prekociálních ptáků je celkem bezvýznamná, protože tito ptáci svá mláďata po vylíhnutí nekrmí (Erikstad et al. 1993, Lapage et al. 1998). U těchto druhů je limitujícím faktorem spíše schopnost samice uložit nutriční zásoby do kladených vajec (Blackburn 1991b, Erikstad et al. 1993, Figuerola & Green 2004). Mnoho terestrických druhů ptáků ve vyšších zeměpisných šířkách produkuje mnohem větší snůšky než druhy žijící v nižších zeměpisných šířkách (Hendricks 1997). Tento jev vysvětluje (Hussell 1985) jako odpověď na prodlužující se délku dne a s tím související i zvýšené množství potravních zdrojů (Ricklefs 1980). Zvýšená dostupnost potravy pak dovoluje následné kladení větších snůšek (Hendrikcs 1997). Alternativní vysvětlení podávají Martin et al. (2000). Tropické druhy ptáků a druhy žijící na jižní polokouli produkují menší velikost snůšky, protože v těchto geografických oblastech je vysoká míra predace vajec.

Evolučně fixované množství energie dostupné pro současný reprodukční výkon je omezením samice, která může produkovat buď mnoho malých, nebo málo velkých mláďat. Na mezidruhové úrovni je pak u ptáků očekáván negativní vztah mezi velikostí a počtem vajec ve snůšce (Blackburn 1991a). Williams (2001) experimentálně zjišťoval existenci trade-off mezi velikostí a počtem vajec ve snůšce u zebřičky pestré (*Taeniopygia guttata*). V období tvorby vajec podával samicím anti-estrogen tamoxifen, jehož působením se ve žloutku snižuje obsah vitelogeninu a lipoproteinu. Tyto samice kladly v průměru o 8% menší vejce, ale produkovaly v průměru o dvě vejce větší snůšky než kontrolní samice. Tyto výsledky jsou jasným důkazem přerozdělováním zdrojů samicemi mezi velikost a počet vajec v rámci jedné snůšky. Ačkoli tamoxifenem ošetřené samice kladly více menších vajec, nelišily se od kontrolních samic počtem vylítlých mláďat. Ward (2000) zjistil existenci trade-off mezi velikostí a počtem vajec ve snůšce u řádu dlouhokřídlých (Charadriiformes). Objevil, že druhy, které kladou více snůšek za sezónu, mají stejnou velikost snůšky, ale kladou menší vejce, než druhy, které kladou jednu snůšku za sezónu. Rohwer (1988) se na základě svých

experimentálních výsledků domnívá, že tvrzení Lacka (1967, 1968) o existenci silně negativního vztahu mezi velikostí a počtem vajec ve snůšce u vodních ptáků je přehnaně zdůrazněné. Ze statistického přepočtu dat na mezidruhové úrovni získal pouze slabou negativní závislost u dvou čeledí z osmi. Na vnitrodruhové úrovni tento vztah nezaznamenal. Blackburn (1991b) se domnívá, že výše uvedené výsledky jsou chybné, protože Rohwer (1988) použil nesprávnou metodologii. Nevzal v úvahu velikost těla samice ani fylogenezi. Z výsledků práce Blackburn (1991b) vyplývá, že negativní vztah mezi velikostí a počtem vajec je daleko silnější než odvodil Rohwer (1988). Negativní vztah mezi velikostí a počtem mláďat ve snůšce neobjevili Hořák et al. (2008) u poláka velkého (*Aythya ferina*). Podle jejich názoru nemusí neobjevení tohoto vztahu nutně znamenat jeho neexistenci. Předpovězený negativní vztah se objevil po inkubaci v hnízdech s větším počtem mláďat. Rozlišná variabilita v alokaci zdrojů mezi dvě hlavní části rozmnožování, formování a inkubaci snůšky, vede autory k závěru, že inkubační úsilí samice je hlavním určujícím mechanismem. Flint & Sedinger (1992) nezaznamenali negativní vztah mezi velikostí a počtem vajec ve snůšce u berneška tmavé (*Branta bernicla nigrcans*). Velikost vajec pozitivně rostla s velikostí snůšky a současně i s věkem samice. Podle Flint et al. (1996), Christians (2000) jsou li velikost i počet vajec dány do vzájemného vztahu s třetí proměnnou, jako je tělesní kondice samice, může být očekávaný negativní vztah zastřen. Podobně může být trade-off zamaskován rozdíly v získávání a alokaci energie. Negativní korelace mezi velikostí a počtem vajec ve snůšce se u vodních ptáků objeví tehdy, je li variabilita v ukládání zdrojů relativně nízká, zatímco množství získaných zdrojů je vysoké (Noordwijk & de Jongs 1986). Existenci negativního vztahu mezi velikostí a počtem vajec ve snůšce prokázali Figuerola & Green (2006), když prováděli komparativní studii u řádu vrubozobých (Anseriformes). Tento vztah se ukázal ještě silnější, když vzali v úvahu velikost těla samice. Velikost vajec pozitivně korelovala s velikostí těla samice, velikost snůšky nikoli. Lessells et al. (1989) při studiu divoké populace husy sněžné (*Anser caerulescens caerulescens*) zaznamenali negativní korelaci mezi velikostí snůšky a hmotností vejce mezi samicemi v populaci, ale tento vztah již nebyl evidentní v rámci jedné snůšky. Domnívají se, že mezi samicemi existovala vysoká variabilita v množství uložených rezerv.

Mezidruhovou variabilitu ve velikosti a počtu vajec v rozličných geografických regionech zkoumali Martin et al. (2006) u pěvců (Passeriformes). U všech sledovaných druhů prokázali jednoznačně negativní vztah mezi velikostí a počtem vajec ve snůšce. Velikost vajec a velikost snůšky se zvětšovaly současně s velikostí těla samice. Zaznamenali, že

velikost vajec, nikoli velikost snůšky, byla větší u druhů, kde se na inkubaci podíleli oba rodiče. Tropické druhy ptáků a druhy žijící na jižní polokouli produkují menší velikost snůšky než jejich příbuzné druhy na severní polokouli (Martin et al. 2000, Ghalambor & Martin 2001). V těchto geografických oblastech vysoká míra predace vajec upřednostňuje zmenšování reprodukčního úsilí, což se může projevit jako zmenšení velikosti snůšky (Martin et al. 2000). V souladu s touto teorií Martin et al. (2006) u pěvců zaznamenali nejmenší snůšky v oblasti Jižní Afriky a tropické Venezuely. Zcela odlišné výsledky při studiu geografické variability ve velikosti vajec a snůšky získali ve své studii Encabo et al. (2002) na sýkoře koňadře (*Parus major*). Jednoznačně negativní vztah mezi velikostí a počtem vajec zaznamenali pouze mezi 40° a 51° severní šířky, v ostatních zeměpisných šířkách nikoli. Velikost těla samice pozitivně korelovala s šířkou vejce, nikoli s jeho délkou a objemem. Autoři se domnívají, že velikost těla samice a šířka vejce se lineárně zvětšují se zeměpisnou šířkou, zatímco délka vejce je na ní nezávislá. Podle Bergmannovy teorie má velikost vejce tendenci se zvětšovat spolu s rostoucí zeměpisnou šířkou. Ale výsledky Encabo et al. (2002) byly zcela odlišné, nejmenší velikost vajec zaznamenali na 51° severní šířky. Od této zeměpisné šířky se zvětšovala oběma směry – na sever i na jih.

Podle teorie Lackovi snůšky (Smith a Fretwell 1974) je maximální úspěch v péči o mláďata zajištěn při původní velikosti snůšky, manipulací se vždy snižuje počet přeživších mláďat (Smith a Fretwell 1974). V souladu s touto teorií předpokládali Tinbergen & Both (1990), že manipulace velikostí snůšky u sýkory koňadry (*Parus major*) sníží celkovou fitness mláďat, protože originální velikost snůšky je přizpůsobená kvalitě fenotypu a potravní nabídce. Tuto hypotézu potvrdili, protože mláďata z velkých snůšek dostávala průměrně méně potravy než mláďata ze snůšek malých, a tudíž opouštěli hnízdo s menší tělesnou hmotností a menšími předpoklady na přežití. V podobné studii Tinbergen & Both (1999) se jim tuto hypotézu nepodařilo prokázat. Manipulace snůškou sýkory koňadry neovlivnila ani fitness mláďat ani rodičů. Lapage et al. (1998) na huse sněžné atlantské (*Anser caerulescens atlanticus*) zkoumali, zda li schopnost rodičů prekociálních ptáků zvýšit životaschopnost svých potomků je limitována velikostí snůšky. Testovali pomocí manipulace snůškami, které zvětšovali nebo zmenšovali. Zjistili, že životaschopnost mláďat u prekociálních ptáků není limitována velikostí snůšky, neboť přežívání housat ve zvětšených snůškách bylo vyšší než ve snůškách zmenšených.

3. Závěr

Pokusy o demonstraci trade-off mezi velikostí a počtem vajec ve snůšce jsou zcela úspěšné na vyšších taxonomických úrovních, ale často selhávají na úrovni jedinců uvnitř populací. Trade-off se obvykle hledá jako negativní korelace mezi počtem a velikostí vajec. Ne vždy se taková závislost podaří prokázat. Velká vnitropopulační variabilita v dostupnosti energie, která ve skutečnosti znamená, že někteří jedinci jsou méně limitováni než ostatní, je považována za rozhodující faktor maskující existenci trade-off.

U ryb hraje hlavní úlohu při formování vztahu mezi velikostí a počtem vajec ve snůšce velikost těla samice. Samice s velkým tělem mají tendenci produkovat velké snůšky s malými vejci, zatímco samice s malým tělem kladou malé snůšky s velkými vejci. Důležitým ekologickým faktorem, který ovlivňuje tento vztah je kvalita habitatu. V habitatech na zdroje bohatých kladou samice mnoho malých vajec, zatímco v habitatech na zdroje chudých kladou málo velkých vajec. V tomto případě se dost často autorům podaří zaznamenat pozitivní vztah mezi velikostí vejce a velikostí těla samice. Dalšími faktory, kterými se ve svých studiích autoři zabývali, byla teplota vody a dostupnost kyslíku. Z výsledků je patrné, že teplota vody pozitivně ovlivňuje jak množství kladených vajec tak, i rychlost líhnutí mláďat. Avšak závěry prací, které pojednávaly o dostupnosti kyslíku, se výrazně lišili. Někteří autoři jsou toho názoru, že se zvětšující se velikostí vejce roste současně i plocha využitelná k difusi kyslíku, jiní autoři na základě svých experimentů tvrdí, že se zvětšováním velikosti vajec se současně snižuje i funkčnost obalu zajišťujícího difusi. U ryb je současně dobře prokazatelný pozitivní latitudinální trend, kdy s rostoucí zeměpisnou šířkou se zvyšuje počet vajec ve snůšce a toto zvýšení je doprovázeno zmenšováním jak jejich velikosti, tak i celkové biomasy. U zástupců tříd sliznatky, mihule a paryby jsem studium trade-off nezaznamenala.

U obojživelníků je dobře prokazatelný trade-off mezi velikostí a počtem vajec, je li vzata v úvahu velikost těla samice. Velké samice kladou velké snůšky malých vajec, zatímco malé samice kladou malé snůšky velkých vajec. Důležitý faktor, který ovlivňuje reprodukční úsilí samice je množství dostupné potravy. Samice s dostatkem potravních zdrojů dorůstají větších tělesných rozměrů, mají vyšší zásoby tuků a kladou velké snůšky velkých vajec. V této souvislosti se autorům opět často podařilo prokázat pozitivní vztah mezi velikostí těla samice a velikostí snůšky. Jelikož obojživelníci žijí na rozhraní dvou životních prostředí – vodního a suchozemského, zaznamenali autoři existenci strategie bet-hedging a s tím

související schopnost obojživelníků adaptovat se na rychle se měnící podmínky prostředí. Avšak vliv množství a dostupnosti kyslíku na zdárný vývoj embrya se v žádných pracích nestudoval.

Také u třídy plazů se negativní vztah mezi velikostí a počtem vajec ve snůšce dobře prokazuje. Se zvětšující se velikostí těla samice se současně zvětšovala velikost snůšky. Ekologickým faktorem, který ovlivňuje tento vztah je opět dostupnost potravních zdrojů a s tím související kondice samice. Samice s lepší tělesnou kondicí mohou investovat více energie do svých snůšek, a proto mají tendenci klást vetší snůšky větších vajec.
Výjimkou jsou gekoni čeledi (*Eublepharidae)*, kteří kladou stále stejné (invariantní) snůšky a velikost vejce je u nich limitována spíše mechanickým omezením při průchodu vejce pelvickým otvorem samice. U plazů byl také zaznamenán pozitivní latitudinální trend, kdy s rostoucí zeměpisnou šířkou se počet vajec ve snůšce zvyšoval, zatímco velikost vajec se s latitudou zmenšovala.

U ptáků jsem zaznamenala velmi malé množství prací, které by přímo řešily vztah mezi velikostí a počtem vajec ve snůšce. U této třídy není studium trade-off snadné, proto autoři spíše sledují dílčí jevy jako fitnes mláďat a přežívání rodičů. Mechanismus vzniku trade-off je odlišný u druhů ptáků altriciálních a prekociálních. U altriciálních druhů je limitující počet mláďat ve snůšce, který jsou rodiče schopny uživit, zatímco u prekociálních druhů je to především schopnost samice vyprodukovat co největší počet vajec z uložených rezerv. U altriciálních druhů je existence negativního vztahu mezi velikostí a počtem vajec ve snůšce lépe patrná, zatímco u prekociálních druhů není tento vztah vždy pozorován z rozličných příčin. Například bývá opomenuto vzít k vysvětlení jako součinitele velikost těla samice nebo vysokou variabilitu v získávání zdrojů.

Moje bakalářská práce je stručným shrnutím dosavadních poznatků o trade-off mezi velikostí a počtem vajec ve snůšce u vejcorodých obratlovců. Moje magisterská diplomová práce bude o trade-off mezi velikostí a počtem vajec u ptáků. Budu se ptát, jak je síla negativní korelace mezi počtem a velikostí vajec, která by měla teoreticky být výsledkem zmíněného trade-off, proměnlivá na úrovni čeledí ptáků a jaké charakteristiky životních strategií tuto variabilitu ovlivňují.

4. Seznam literatury

Abdoli A., Pont D. & Sagnes P. (2005) Influence of female age, body size and environmental conditions on annual egg production of the Bullhead. Journal of Fish Biology, 67, 1327-1341

Bashey F. (2005) Cross-generational environmental effects and the evolution of offspring size in the Trinidadian Guppy *Poecilia reticulata*. Evolution, 60 (2), 348-361

Beacham T. D. (1982) Fecundity of Coho Salmon (*Oncorhynchus kisutch*) and Chum Salmon (*O. keta*) in the north-east Pacific ocean. Canadian Journal of Zoology, 60, 463-469

Blackburn T. M. (1991a) An interspecific relationship between egg size and clutch size in birds. Auk, 108, 973-977

Blackburn T. M. (1991b) The interspecific relationship between egg size and clutch size in wildfowl. Auk, 108, 209-211

Booth D. T. (1998) Egg size, clutch size, and reproductive effort of the australian Broad-shelled River Turtle, *Chelodina expansa*. Journal of herpetology, 32, 592-596

Brown G. P. & Shine R. (2007) Repeatability and heritability of reproductive traits in free-ranging snakes. Evolutionary Biology, 20, 588-598

Capinera J. L. (1979) Quantitative variation in plants and insect: effect of propagule size on ecological plasticity. American Naturalist, 114, 350-361

Cervia L. J., Utrilla C. G., Rincón P. A. & Amezcua F. (1997) Environmentally induced spatio-temporal variations in the fekundity of Brown Trout *Salmo trutta* L.: trade-offs between egg size and number. Freshwater Biology, 38, 277-288

Duarte & Alcaraz (1989) To produce many small or few large eggs-a size-independent reproductive tactic of fish. Oecologia, 80, 401-404

Dziminski M. A. & Alford R. A. (2005) Patterns and fitness consequences of intraclutch variation in egg provisioning in tropical Australian Frogs. Oecologia, 146, 98-109

Dziminski M. A. & Roberts J. D. (2005) Fitness consequences of variable maternal provisioning in Quacking Frogs (*Crinia georgiana*). Evolutionary Biology, 19, 144-155

Einum S. & Fleming I. A. (2000) Highly fecund mothers sacrifice offspring survival to maximize fitness. Nature, 405, 565-567

Einum S., Hendry A. P. & Fleming I. A. (2002) Egg-size evolution in aquatic environments: does oxygen availability constrain size? The Royal Society, 269, 2325-2330

Einum S. & Fleming I. A. (2004) Environmental unpredictability and offspring size: conservative versus diversified bet-hedging. Evolution Ecology, 6, 443-455

Elgar M. A. (1990) Evolutionary compromise between a few large and many small eggs: comparative evidence in teleost fish. Oikos, 59, 283-287

Encabo S. I., Barba E., Gil-Delgado J. A. & Monrós J. S. (2002) Geographical variation in egg size of the Great tit Parus major: a new perspective. Ibis, 144, 623-631

Erikstad K. E., Bustnes J. O. & Moum T. (1993) Clutch-size determination in precocial birds: a study of the Common Eider. Auk, 110, 623-628

Figuerola J. & Green A. J. (2004) A comparative study of egg mass and clutch size in the Anseriformes. Journal of Ornithology, 147, 57-68

Fleming A. I. & Gross R. M. (1990) Latitudinal clines: A trade off between egg number and size in Pacific Salmon. Ecology, 71, 1-11

Flint P. L. & Sedinger J. S. (1992) Reproductive implications of egg-size variation in the Black Brant. Auk, 109, 896-903

Flint P. L., Grand J. B. & Sedinger J. S. (1996) Allocation of limited reserves to a clutch: a model explaining the Lack of a relationship between clutch size and egg size. Auk, 113, 939-942

Ford N. B. & Seigel R. A. (1989) Relationships among body size, clutch size, and egg size in three species of oviparous snakes. Herpetologica, 45, 75-83

Ford N. B. & Seigel R. A. (1989) Phenotypic plasticity in reproductive traits: evidence from a viviparous snake. Ecology, 70, 1768-1774

Ford N. B. & Seigel R. A. (1991) Phenotypic plasticity in the reproductive characteristics of an oviparous snake, *Elaphe guttata*: implications for life history studies. Herpetologiga, 47, 301-307

Ford N. B. & Seigel R. A. (1992) Effect of energy input on variation in clutch size and offspring size in a viviparous reptile. Functional Ecology, 6, 382-385

Ford N. B. & Seigel R. A. (2006) Intra-individual variation in clutch and offspring size in an oviparous snake. Journal of Zoology, 268, 171-176

Forsman A. & Shine R. (1995) Parallel geographic variation in body shape and reproductive life history within the Australian Scincid Lizard *Lampropholis delicata*. Functional Ecology, 9, 818-828

Ghalambor C. K. & Martin T. E. (2001) Fecundity-survival trade-offs and parental risk-taking in birds. Science, 292, 494-497

Godfray H. C. J., Partridge L. & Harvey P. H. (1991) Clutch size. Annual Review Ecology, 22, 409-429

Gregersen F., Haugen T. O. & Larsen N. (2006) Egg size differentiation among sympatric demes of brown trout: possible effects of density-dependent interactions among fry. Ecology of Freshwater Fish, 15, 237-246

Hairston N. G. (1983) Growth, survival and reproduction of *Plethodon jordani*: Trade of between selective pressures. Copeia, 4, 1024-1035

Hamilton W. J. & Poulin R. (2001) Parasitism, water temperature and life history characteristic of the freshwater fish, Gobiomorphus Breviceps Stokell (*Eleotridae*). Ecology of Freshwater Fish, 10, 105-110

Hautekeete N. C., Piquot Y. & Van Dijk H. (2008) Investment in survival and reproduction along a semelparity-iteroparity gradient in the Beta species complex. Journal of Evolutionary Biology, 14, 795-804

Heins D. C., Baker J. A. & Guill J. A. (2004) Seasonal and interannual components of intrapopulation variation in clutch size and egg size of a Darter. Ecology of Freshwater Fish, 13, 258-265

Hendricks P. (1997) Geographical trends in clutch size: A range-wide relationship with laying date in American Pipits. Auk, 114, 773-778

Hendry A. P., Day T. & Cooper A. B. (2001) Optimal size and number of propagules: allowance for discrete stages and effects of maternal size on reproductive output an offspring fitness. The American Naturalist, 157, 387-407

Hořák D., Klvaňa P. & Albrecht T. (2008) Why there is no negative corelation between egg size and number in the common pochard. Acta Oecologica, 33, 197-202

Hussell D. J. T. (1985) Clutch size, daylength, and seasonality of resources: comments on Ashmoles hypothesis. Auk, 102, 632-634

Christians J. K. (2000) Trade-offs between egg size and number in waterfowl:am interspecific test of the van Noordwijk and de Jong model. Functional Ecology, 14, 497-501

James C. D. & Whitford W. G. (1994) An experimental study of phenotypic plasticity in the clutch size of a lizard. Oikos, 70, 49-56

Johnston T.A. & Leggett W. C. (2002) Maternal and environmental gradients in the egg size of an iteroparous fish. Ecology, 83 (7), 1777-1791

Jonsson N. & Jonsson B. (1990) Does juvenile experience affect migration and spawning of adult Atlantic Salmon. Behavioral Ecology and Sociobiology, 26, 225-230

Jonsson N. & Jonsson B. (1997) Energy allocation in polymorphyc brown trout. Functional Ecology, 11, 310-317

Jonsson N. & Jonsson B. (1999) Trade off between egg mass and egg number in Brown Trout. Journal of Fish Biology, 55, 767-783

Kaplan R. H. & Salthe N. S. (1979) The allometry of reproduction: an empirical view in Salamanders. American Naturalist, 113, 671-689

Kaplan R. H. (1989) Ovum size plasticity and naternal effects on the early development of the frog, *Bombina orientalis Boulenger*, in a field population in Korea. Functional Ecology, 3, 597-604

King R. B. (1993) Determinants of offspring number and size in the Brown Snake, *Storeria dekayi*. Journal of Herpetology, 27, 175-185

Kinnison M. T., Unwin M. J., Hendry A. P. & Quinn T. P. (2001) Migratory costs and the evolution of egg size and number in introduced and indigenous salmon populations. Evolution, 55, 1656-1667

Kolbe J. J. & Janzen F. J. (2001) The influence of propagule size and maternal nest-site selection on survival and behaviour of neonate turtles. Functional Ecology, 15, 772-781

Kolm N., Goodwin N. B., Balshine S. & Reynolds J. D. (2006) Life history evolution in Cichlids 2: directional evolution of the trade-off between egg number and egg size. Evolutionary Biology, 19, 76-84

Kratochvíl L. & Frynta D. (2006) Body-size effect on egg size in Eublepharid Geckos (*Squamata: Eublepharidae*), lizards with invariant clutch size: negativle allometry for egg size in ectotherms is not universal. Biological Journal of the Linnean Society, 88, 527-532

Lack D. (1967) The significance of clutch-size in waterfowl. Wildfowl, 18, 125-128

Lack D. (1968) Ecological adaptations for breeding in birds. London, Methuen & Co.

Larden B. & Loman J. (2003) Growth or reproduction? Resource allocation by female frogs *Rana temporaria*. Oecologia, 137, 541-546

Lee C. E. & Strathmann R. R. (1998) Scaling of gelatinous clutches: effects of siblings competition for oxygenon clutch size and parental investment per offspring. American Naturalist, 151, 293-310

Lepage D., Gauthier G. & Desrochers A. (1998) Larger clutch size increases fledging success and offspring quality in a precocial species. Journal of Animal Ecology, 67, 210-216

Lessells C. M., Cooke F. & Rockwell R. F. (1989) Is there a trade-off between egg weight and clutch size in wild Lesser Snow Geese (*Anser c. caerulescens*)? Journal of Evolution Biology, 2, 457-472

Lips K. R. (2001) Reproductive trade-offs and bet-hedging in *Hyla kalypsa*, a Neotropical treefrog. Oecologia, 128, 509-518

Lüddecke H. (2002) Variation and trade-off in reproductive output of the Andean Frog *Hyla labialis*. Oecologia, 130,403-410

Martin T. E., Martin P. R., Olson C. R., Heidinger B. J. & Fontaine J. J. (2000) Parental care and clutch size in North and South American birds. Science, 287, 1482-1485

Martin T. E., Bassar R. D., Bassar S. K., Fontaine J. J., Lloyd P., Mathewson H. A., Niklison A. M. & Chalfoun A. (2006) Life-history and ecological correlates of geographic variation in egg and clutch mass among Passerine species. Evolution, 60, 390-398

Messina, F. J. & Fox, C. W. (2001) Offspring size and number. In: Fox, C. W., Roff, D. A. & Fairbain, D. J. (eds) Evolutionary Ecology: Conceps and Case Studies pp. 113-127. Oxford University Press, USA.

Morita K., Yamamoto S., Takashima Y., Matsuishi T., Kanno Y. & Nishimura K. (1999) Effect of maternal growth history on egg number and size in wild white-spotted Char (*Salvelinus leucomaenis*). Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 56, 1585-1589

Noordwijk A. J. & de Jongs G. (1986) Acquisition and allocation of resources: their influence on variation in life history tactics. Amarican Naturalist, 128, 137-142

Olsson M. & Madsen T. (2001) Between-year variation in determinants of offspring survival in the Sand Lizard, *Lacerta agilis*. Functional Ecology, 15, 443-450

Olsson M., Wapstra E. & Olofsson C. (2002) Offspring size-number strategies: experimental manipulation of offspring size in a viviparous lizard (*Lacerta vivipara*). Functional Ecology, 16, 135-140

Parejo D. & Danchin E. (2006) Brood size manipulation affects frequency of second clutches in the Blue Tit. Behav Ecol Sociobiol, 60, 184-194

Quinn et. al., 1995 The influence of life history trade-offs and the size of incubation gravels on egg size variation in Sockeye Salmon (*Oncorhynchus nerka*). Oikos, 74, 425-438

Radder R. S. & Shanbhag B. A. (2004) Factors influencing offspring traits in the oviparous multi-clutched lizard, *Calotes versicolor* (Agamidae). Journal Bioscience, 29, 105-110

Radder R. S., Pizzatto L. & Shine R. (2008) Morphological correlates of life-history variation:is lizard clutch size related to the number of germinal beds in the ovary? Biological Journal of the Linnean Society, 94, 81-88

Rhen T., Crews D., Fivizzani A. & Elf P. (2006) Reproductive trade-offs and yolk steroids in female Leopard Geckos, *Eublepharis macularius*. Evolutionary Ecology, 19, 1819-1829

Ricklefs R. E. (1980) Geografical variation in clutch size among Passerine birds – Ashmoles hypothesis. Auk, 97, 38-49

Rohwer F. C. (1988) Inter- and intraspecific relationships between egg size and clutch size in waterfowl. Auk, 105, 161-176

Ryan K. M. & Lindeman P. V. (2006) Reproductive allometry in the common Map Turtle, *Graptemys geographica*. American Midland Naturalist, 158, 49-59

Salthe S. N. (1969) Reproductive modes and the number and size of ova in the Urodeles. American Midland Naturalist, 81, 467-490

Sargent R. C.,Taylor P. D. & Gross M. R. (1987) Parental care and the evolution of egg size in fishes. American Naturalist, 129, 32-46

Scott D. E. & Fore M. R. (1995) The effect of food limitation on lipid levels, growth, and reproduction in the Marbled Salamander, *Ambystoma opacum*. Herpetologicy, 51, 462-471

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

Stearns S. C. (1992) The Evolution of Life Histories. Oxford University Press, USA.

Tejedo M. (1991) Absence of the trade-off between the size and number of offspring in the Natterjack Toad (*Bofo calamita*). Oecologia, 90, 294-296

Tinbergen J. M. & Both Ch. (1999) Is clutch size individually optimized? Behavioral Ecology, 10, 504-509

Uller T. & Olsson M. (2005) Trade-offs between offspring size and number in the lizard *Lacerta vivipara*: a comparison between field and laboratory conditions. Journal of Zoology, 265, 295-299

Ward D. (2000) Do polyandrous Shorebirds trade-off egg size with egg number? Journal of Avian Biology, 31, 473-478

Wilbur H. M. (1977) Propagule size, number, and dispersion pattern in Ambystoma and Asclepias. American Naturalist, 111, 43-68

Williams T. D. (2001) Experimental manipulation of female reproduction reveals an intraspecific egg size-clutch size trade-off. The Royal Society, 268, 423-428

Winemiller K. O. & Rose K. A. (1993) Why do most fish produce so many tini offspring? American Naturalist, 142, 585-603

Wootton J. T., Paine R. T. & Boersma P. D. (1990) Direct and indirect effects of Peregrine Falcon predation on seabird abundance. Auk, 107, 1-9

Xiang Ji & Zu-Wang Wang (2005) Geographic variation in reproductive traits and trade-offs between size and number of eggs of the Chinese Cobra (*Naja atra*). Biological Journal of the Linnean Society, 85, 27-40

Xiang Ji, Du Wei-Guo, Lin Zhi-Hua & Luo Lai-Gao (2007) Measuring temporal variation in reproductive output reveals optimal resource allocation to reproduction in the northern grass lizard, *Takydromus septentrionalis*. Biological Journal of the Linnean Society, 91, 315-324