

Univerzita Karlova v Praze
Přírodovědecká fakulta
Katedra ekologie



**Role životních strategií v utváření geografického rozšíření
obratlovců**

Bakalářská práce oboru ekologická a evoluční biologie

Lenka Kopsová

Praha, srpen 2009

Školitel: RNDr. David Hořák

Abstrakt

V utváření geografického rozšíření druhů se role životních strategií jeví jako rozhodující. Hlavní snahou každého jedince, která ovlivňuje celkový projev jeho životní strategie, je během života mít co největší počet životaschopných potomků. Toho jedinci dosahují odlišnými životními strategiemi podle podmínek prostředí, v kterém žijí. Zkoumání změny jednotlivých znaků životní strategie v geografickém kontextu, může objasnit, jak silný je vliv prostředí právě na životní strategii jedince. Velikost těla, jako jeden ze znaků životní strategie, u většiny endotermů roste s rostoucí zeměpisnou šířkou, čili endotermní živočichové podporují Bergmannovo pravidlo, u ektotermů Bergmannovo pravidlo platí pouze ryby, obojživelníky a želvy. S velikostí těla roste také velikost areálů, ale Rapoportovo pravidlo platí především pro taxony na severní polokouli. Věk a velikost těla jedince v době první reprodukční události se zvyšuje u endotermů i u ektotermů se stoupající zeměpisnou šířkou. Podobně velikost snůšky koreluje pozitivně s latitudou u endotermů i ektotermů, ale mezi velikostí snůšky a nadmořskou výškou je u ektotermů vztah negativní. Počet snůšek i velikost vajíček u ektotermů s rostoucí latitudou klesá, u endotermů trend není zcela jasný. Délka života je u obou skupin rozdílná, u endotermů se délka života zkracuje s rostoucí zeměpisnou šířkou, u ektotermů naopak roste. Vlivem odlišných podmínek prostředí, jako je teplota, sezónnost, nabídka potravních zdrojů, míra predace a mortalita, mají tedy jedinci různé životní strategie, které jim pomáhají vypořádat se s okolními nároky a zanechat během života maximální počet potomků.

klíčová slova: délka života, ektotermové, endotermové, věk dospívání, velikost snůšky, velikost těla, zeměpisná šířka

Abstract

The life-histories appear to be the key role in formation of species' geographic range. The main effort of every individual, which influences the whole display of life-history, is to produce the biggest number of vital offspring during life. This can be attained by different life-histories, according to varied conditions of the environment, which individuals live in. The examination of the change of life-history traits in the geographical context can clarify how strong is the influence of the environmental conditions on the individual life-history. Body size, as one of the life-history traits, increases with latitude in almost all endotherms, thus endotherms confirm Bergmann's rule, in ectotherms Bergmann's rule is valid only for fishes, amphibians and turtles. The geographic range size also rises with body size, but Rapoport's rule is valid mainly for taxons in the northern hemisphere. Age and body size at maturity increase both in endotherms and ectotherms with rising latitude. Similarly clutch size correlates positively with latitude in endotherms and ectotherms, but there is a negative relationship between clutch size and altitude in ectotherms. Number of clutches and egg size in ectotherms decline with increasing latitude, in endotherms the trend remains unclear. Longevity is different in both groups, in endotherms longevity declines with increasing latitude, conversely in ectotherms increases. So individuals have different life-histories influenced by varied environmental conditions, such as temperature, seasonality, supply of food resources, predation rate and mortality. The different life-histories help them to deal with environmental demands and produce the maximal number of offspring during their lives.

key-words: longevity, ectotherms, endotherms, age at maturity, clutch size, body size, latitude

Obsah

Abstrakt	1
Abstract	2
Poděkování	4
Úvod	4
I. Geografické rozšíření	5
1. Způsob zobrazení a určení geografického rozšíření	5
2. Velikost areálu.....	6
3. Tvar areálu.....	6
4. Hranice areálu.....	7
5. Vnitřní struktura areálu.....	7
II. Životní strategie	8
1. Počet reprodukčních pokusů.....	8
2. Velikost snůšky (vrhu).....	8
3. Věk a velikost při prvním rozmnožování.....	9
4. K- a r- selekce, slow-fast kontinuum.....	9
III. Vztah mezi geografickým rozšířením a životními strategiemi	10
1. Rapoportovo pravidlo.....	10
1. 1. Hypotézy vysvětlující Rapoportovo pravidlo.....	11
1. 2. Platnost Rapoportova pravidla u různých skupin obratlovců.....	13
2. Velikost těla a geografické rozšíření.....	14
2. 1. Velikost těla a velikost areálů.....	14
2. 2. Velikost těla a zeměpisná šířka – Bergmannovo pravidlo.....	15
2. 2. 1. Hypotézy vysvětlující Bergmannovo pravidlo u endotermů.....	15
2. 2. 2. Platnost Bergmannova pravidla u endotermních obratlovců.....	17
2. 2. 3. Hypotézy vysvětlující Bergmannovo pravidlo u ektotermů.....	18
2. 2. 4. Platnost Bergmannova pravidla u ektotermních obratlovců.....	20
3. Věk a velikost těla v době dospívání a geografické rozšíření.....	21
3. 1. Věk v době dospívání u endotermních obratlovců.....	21
3. 2. Věk a velikost těla v době dospívání u ektotermních obratlovců.....	21
4. Velikost snůšky, velikost vajíček, počet snůšek, délka života jedince a geografické rozšíření u endotermů.....	23
4. 1. Velikost snůšky.....	23
4. 1. 1. Velikost snůšky během sezóny.....	26
4. 2. Velikost snůšky a jejich počet.....	27
4. 3. Velikost snůšky a velikost vajíček.....	27
4. 4. Velikost snůšky a délka přežívání jedinců.....	28
4. 5. Velikost vrhu u savců.....	28
5. Velikost snůšky, velikost vajíček, počet snůšek, délka života jedince a geografické rozšíření u ektotermů.....	29
5. 1. Velikost snůšky, velikost vajíček a počet snůšek.....	29
5. 1. 1. Velikost potomků.....	32
5. 2. Délka života.....	33
Závěr	34
Seznam literatury	36

Poděkování

Na úvod bych ráda poděkovala svému školiteli Davidovi Hořákovi za pomoc a cenné rady při vedení mé bakalářské práce. Dále za podporu během celého bakalářského studia děkuji rodičům.

Úvod

Každý živočich na této planetě se vyznačuje charakteristickou životní strategií, kterou se snažíme uchopit a popsat pomocí jednotlivých znaků jako je velikost těla, velikost snůšky, počet reprodukčních událostí za život jedince nebo délka života. Pro jedince je důležité především kolik životaschopných potomků v průběhu svého života zanechá. Je pro něj tudíž zásadní množství energie a zdrojů, které investuje do vlastního růstu a přežívání nebo do rozmnožování. Životní prostředí a množství zdrojů, které poskytuje, se liší na různých místech naší planety. Spolu s ostatními abiotickými i biotickými faktory, jako jsou teplota, množství srážek, celková klimatická stabilita, míra kompetice nebo predace, vytváří vhodné podmínky pro určité typy životních strategií. Omezenost zdrojů např. limituje množství energie, které je možno vložit do reprodukce, teplota a chod klimatu určuje délku reprodukční sezóny. V geografickém rozšíření obratlovců proto hrají různé životní strategie zásadní roli.

I. Geografické rozšíření

Geografické rozšíření druhů je dáno komplexem vztahů mezi vnitřními charakteristikami organismů (jako jsou nároky na podmínky prostředí a přírodní zdroje, životní strategie, demografické a disperzní vlastnosti) a charakteristikami vnějšího prostředí, zvláště těch vlastností, jejichž variabilita v prostoru a čase limituje distribuci a populační hustotu. Výsledky těchto interakcí ovlivňují všechny znaky geografického rozšíření – např. velikost, hranice a vnitřní strukturu areálů (Brown et al. 1996). Mezi druhy existuje obrovská variabilita ve **velikosti, tvaru, hranicích a vnitřní struktuře areálů**. Tato variabilita je určena různými životními strategiemi druhů, populační dynamikou nebo schopností šíření a má vztah k zeměpisné šířce, zeměpisné délce a u organismů obývajících vodní prostředí i k hloubce. Tvar hranic a změny v hranicích rozšíření, které probíhají víceméně neustále, jsou výsledkem vzájemného vlivu mezi limitujícími podmínkami prostředí a dynamikou disperse a extinkce druhů (Brown et al. 1996).

1. Způsob zobrazení a určení geografického rozšíření

Geografické rozšíření druhu, nebo-li jeho areál, je většinou zobrazeno v mapách jako území nepravidelného tvaru. V mapách mohou být areály zakresleny rozmanitým způsobem, mohou vzniknout např. mapy obrysové. Ty jsou ale značně nepřesné, jelikož zanedbávají, resp. vůbec nezobrazují místa, kde se daný taxon v rámci areálu nevyskytuje, a celou plochu zobrazí jako jednolitě území. Dalším způsobem je bodové zobrazení, kdy jednotlivé body znázorňují místa výskytu. Snahou při mapování areálů druhů, ať už jakýmkoliv způsobem, je zobrazit historický výskyt druhů – území, kde se druhy vyskytovaly v minulosti (i s místy, kde jsou již nyní vymřelé), a nově kolonizovaná území. Přesto mapy často nepostihnou, a ani to není prakticky možné, všechna území, kde byl druh v současné době zaznamenán (Brown et al. 1996). Při určování geografického rozšíření druhů můžeme použít dva odlišné způsoby – rozsah výskytu a oblast osídlení. Rozsah výskytu je soubor oblastí, kde byl druh nalezen a popsán a zahrnuje i oblasti, které spadají do hranic výskytu, ačkoliv nejsou vlastně osídleny. Oblasti mohou být neosídlené např. protože neposkytují vhodné podmínky nebo jsou jednoduše v současnosti ještě nekolonizované. Pokud proto na geografické rozšíření pohlédneme jako na oblast osídlení, neosídlené oblasti do geografického rozšíření

nezahrnujeme. Druhy se širokým rozsahem výskytu tak budou mít pravděpodobně velké oblasti osídlení a naopak (Gaston 1991).

2. Velikost areálu

Rozsah geografického rozšíření, vyjádřený jako velikost areálu, může být u jednotlivých druhů značně různorodý. Jeden trend je ale poměrně zřetelný - většina druhů má malé až středně velké areály a jen málo druhů má areály obrovské (Gaston 1991). Doloženo například u ptáků Nového světa (Blackburn a Gaston 1996b) a u savců Severní Ameriky, pouze 2 % savčích druhů mají areál přesahující polovinu rozlohy severoamerického kontinentu (Pagel et al. 1991). Věc, jež může zásadním způsobem ovlivnit výslednou velikost areálu, je zahrnutí nebo vyloučení jedinců, kteří se stále stěhují z místa na místo, tzv. kočujících jedinců (Gaston 1991). Ve velikosti areálu mohou přirozeně hrát roli omezení daná rozlohou kontinentu, na kterém je druh rozšířen (Brown et al. 1996). Malé areály jsou tím pádem často na ostrovech, v horských oblastech a na jižní polokouli (Orme et al. 2006). S velikostí areálu souvisí i počet biotopů, jež druhy obývají. Vztah mezi velikostí areálu a počtem biotopů je pozitivní, proto např. široce rozšíření savci Severní Ameriky obývají velký počet biotopů a naopak (Pagel et al. 1991)

3. Tvar areálu

Areály mohou nabývat tvarů od kulatých, oválných až po úzké nebo protáhlé (Brown et al. 1996). Stejně tak mohou být orientovány různými směry, např. severoameričtí savci, ptáci a plazi vykazují převažující severojižní orientaci u malých areálů, naopak u velkých areálů východozápadní (Brown a Maurer 1989). Jiná situace je u evropských savců a ptáků. Jak malé, tak velké areály jsou orientovány východozápadním směrem (Brown a Maurer 1989). Důvody těchto orientací je možné hledat ve fyzické geografii kontinentů. V Severní Americe i v Evropě mají hlavní vliv na uspořádání velkých areálů směrem východ-západ pásma klimatu a vegetace. Rozdíl v orientaci malých areálů na evropském a severoamerickém kontinentu je odrazem vlivu polohy pohoří, údolí, řek a pobřeží (Brown a Maurer 1989).

4. Hranice areálu

Hranice areálů procházejí nepřetržitými dynamickými proměnami v prostoru a v čase (Gaston 1990). Umístění areálu a jeho hranice jsou určeny interakcí populačních procesů (jako je natalita, mortalita a disperse) s prostorovou a časovou variabilitou prostředí (Brown et al. 1996). Je samozřejmé, že areály se mohou zvětšovat, zmenšovat nebo zaniknout úplně. Občas dojde k dispersi jedince nebo skupiny jedinců, kteří překonají geografickou bariéru a založí novou populaci v izolovaném areálu. K osamostatnění části populace může také dojít, pokud se ve stávajícím areálu objeví geografická bariéra, např. řeka nebo jezero. Dvě popsané změny v hranicích areálů se nazývají dispersní a vikarianční události (Brown et al. 1996).

5. Vnitřní struktura areálu

Vnitřní struktura areálu se vyznačuje nezřídka tím, že na většině území se vyskytuje pouze málo jedinců nebo žádný a na minimu lokalit se nacházejí desítky až stovky jedinců (Brown et al. 1995). Centrum areálu se nachází tam, kde je kombinace podmínek pro druh optimální. Čím větší vzdálenost od středu, tím více budou podmínky nepříznivé a populační hustota se bude snižovat (Brown 1984, Brown et al. 1995). Caughly et al. (1988) rozeznávají populační charakteristiky, ve smyslu hustotního osídlení areálu, dvou typů v závislosti na podmínkách prostředí. Prvním typem je stav, kdy se populační hustota na okraji a v centru areálu liší jen málo, druhým typem je stav, kdy populační hustota na okraji je nízká a rychle roste směrem k centru areálu. Rozložení je limitováno na různých místech odlišnými faktory např. klimatem, potravní nabídkou, přítomností predátorů, parazitů a patogenů, případně kombinací zmíněných faktorů (Caughly et al. 1988).

Druhy s největším geografickým rozšířením jsou také často nejvíce hojní lokálně. S tím souvisí problém, že více hojné druhy se snadněji a s větší pravděpodobností nacházejí, to může zkomplikovat a znepřesnit odhad početnosti. Proto u druhů řídké se vyskytujících, které mají přesto široké geografické rozšíření, může dojít k podhodnocení velikosti jejich areálu (Gaston 1990). Pozitivní vztah mezi početností a geografickým rozšířením ale nemusí platit vždy (Reif et al. 2006). Např. ptáci tropických oblastí v Africe dosahují v horách vysoké populační hustoty. Nejspíše díky stabilitě a izolovanosti vysokohorského prostředí se druhy zde žijící mohly přizpůsobit na místní podmínky a dosáhnout vysoké početnosti (Reif et al. 2006).

II. Životní strategie

Životní strategie je definována jako soubor adaptivních znaků jedince. Tyto znaky se formovaly působením přírodního výběru k vypořádání se s ekologickými problémy, kterým jedinci čelí. Hlavními znaky životních strategií jsou velikost těla, velikost snůšky, velikost potomstva, vzájemný vliv reprodukčního úsilí a úmrtnosti dospělých jedinců, nebo-li investice do reprodukce nebo do přežívání. Různé kombinace těchto znaků se u organismů vyvinou podle specifických podmínek, ve kterých žijí (Stearns 1976).

1. Počet reprodukčních pokusů

Jedním ze základních mechanismů teorie životních strategií je existence trade-off mezi investicí do vlastního přežívání a investicí do produkce potomků. Investice do reprodukce snižuje dobu přežívání jedince, potažmo do další reprodukční sezóny, a tím negativně ovlivňuje celoživotní reprodukční úspěšnost. V situaci, kdy by potencionální potomstvo bylo málo životaschopné, se vyplatí dospělému jedinci danou sezónu nerozmnožit (Lessells 1999).

Pokud úmrtnost dospělých převyšuje úmrtnost nedospělých jedinců, je výhodné rozmnožovat se pouze jedenkrát za život. Takováto strategie rozmnožování, kdy v životě jedince nastává pouze jediná reprodukční událost, se nazývá semelparie. Když je naopak úmrtnost juvenilních jedinců větší než úmrtnost dospělých, přináší výhodu rozmnožování několikrát za život, nebo-li iteroparie (Charnov a Schaffer 1973). Iteroparie bude selekcí rovněž zvýhodňována v případě, že v kterémkoliv roce nastane riziko úplného reprodukčního neúspěchu (Murphy 1968). Stejně tak, je-li přežívání nedospělých jedinců nejisté a naopak přežívání reprodukčně aktivních jedinců relativně stabilní, bude selekcí zvýhodňována iteroparie (Murphy 1968).

2. Velikost snůšky (vrhu)

Primárním rozhodnutím jedinců při rozmnožování je kolik potomků zplodit při jedné reprodukční události, jak velké reprodukční úsilí vyvinout a jak rozdělit energii a zdroje mezi potomky. Výsledkem bude kompromis mezi malým počtem dobře zaopatřených potomků nebo velkým počtem potomků, kdy na každého ale případně menší podíl zdrojů (Lessells 1999). Lack udává že, optimální velikost snůšky je taková, jež maximalizuje počet potomků,

kteří se dožijí dospělosti (Lack 1947 ex Stearns 1976). Cody (1966) ve své hypotéze o velikosti snůšky klade hlavní důraz na stabilitu a nestabilitu prostředí. V nestabilním prostředí jedinci budou investovat energii do zvýšení reprodukce a do zvětšujících se snůšek, ve stabilním prostředí budou mít naopak menší snůšky (Cody 1966). Mohou tak činit proto, že pokud se přírodní podmínky mění v čase, jedinci si v době, kdy se rozmnožují, nemohou být jisti, jaké podmínky budou po zbytek roku. Přírodním výběrem budou proto podporovány menší snůšky. Sníží se tak újma, kterou utrpí v případě ztráty snůšky (Mountford 1973 ex Stearns 1976). Do souvislosti je dáována také velikost snůšky a mortalita dospělých jedinců. Čím větší bude investice do reprodukce, větší snůška, tím více se sníží šance na přežití rodičů a jejich rozmnožování v budoucnosti (Charnov a Krebs 1974 ex Stearns 1976).

3. Věk a velikost při prvním rozmnožování

Věk a s ním spojená velikost těla jedince při prvním rozmnožování mají důležité důsledky pro výsledný projev životní strategie. Výhoda nižšího věku při prvním rozmnožování je větší u jedinců s větší snůškou a semelparním způsobem rozmnožování (Cole 1954). Pokud je přežívání nedospělých jedinců větší než dospělců, např. proto, že nedospělí jedinci žijí v bezpečnějších biotopech nebo rodiče investují více do reprodukce a snižují tak vlastní přežívání, je výhodné oddálit dobu první reprodukce. V početně stabilních populacích, kde reprodukční úspěch záleží na velikosti těla, věku nebo sociálním postavení a u druhů, kde je potřeba vyvinout značné úsilí se vůbec rozmnožit (např. úhoři, lososi), je doba dospívání rovněž zpožděna (Stearns 1976).

4. K- a r- selekce, slow-fast kontinuum

Při hodnocení komplexu znaků životních strategií se často hovoří o r- a K- selekci, jež podléhají jedinci s odlišnými znaky životních strategií v různých podmínkách. Ve stabilních podmínkách působí tzv. **K-selekce**, kdy je upřednostňován pozdější věk dospívání, malá snůška, iteroparie, málo velkých potomků, rodičovská péče o potomky, malé reprodukční úsilí a velká velikost těla. V proměnlivém prostředí působí tzv. **r-selekce**, kdy je favorizován časný věk první reprodukce, velká snůška, semelparie, hodně malých potomků, rodičovská péče redukovaná nebo žádná, velké reprodukční úsilí, krátká generační doba a malá velikost těla (Pianka 1970, Stearns 1976). Používá se také rozdělení na životní strategie oportunistické, periodické a rovnovážné. Jedinci, vykazující **oportunistickou** strategii mají menší velikost

těla, časný věk první reprodukce, malá vajíčka, malé snůšky (nízkou plodnost), nepřetržité období rozmnožování a úmrtnost dospělých jedinců je vysoká. Většinou žijí v proměnlivém prostředí. Jedinci s **periodickou** strategií mají větší velikost těla, oddálenou dobu první reprodukce, malá vajíčka, větší snůšky (vysokou plodnost), období rozmnožování omezené a přežívání dospělých jedinců je vyšší. Žijí v sezónním prostředí. Konečně jedinci s **rovnovážnou** strategií jsou malí až středně velcí, mají oddálenou dobu první reprodukce, velká vajíčka, malé snůšky (nízkou plodnost), prodloužené období rozmnožování a rodičovskou péči vyvinutou (Winemiller a Rose 1992, Vila-Gispert et al. 2002).

Nověji se místo r- a K- selekce používá častěji koncept **slow-fast kontinuum**. Zatímco r- a K- selekce zohledňuje růst a početnost populace, slow-fast kontinuum bere v potaz spíše mortalitu a délku života jedinců. Pokud je mortalita mláďat vysoká a naopak dospělců nízká, je výhodné, pokud jedinec, který má velkou naději dlouhého života, odloží dobu své první reprodukce a má menší snůšky, kterých stihne mít za delší život více. Naopak pokud je mortalita dospělců vysoká, a naděje na dlouhý život malá, žijí jedinci rychleji, rozmnožují se co nejdříve a jejich snůšky jsou velké (Promislow a Harvey 1990, Kraus et al. 2005, Bielby et al. 2007).

III. Vztah mezi geografickým rozšířením a životními strategiemi

Na začátku hlavní části mé bakalářské práce, bych chtěla zmínit významný fenomén, který je diskutován v literatuře, a to tzv. Rapoportovo pravidlo. Vzhledem k tomu, že s ním souvisí různé znaky životních strategií, např. velikost těla, specializace jedinců na konkrétní podmínky nebo generalismus, rozhodla jsem se ho vyčlenit do samostatné kapitoly.

1. Rapoportovo pravidlo

Rapoportovo pravidlo je definováno jako pokles velikosti areálů se snižující se zeměpisnou šířkou (Stevens 1989). Je vysvětlováno několika různými hypotézami, pravděpodobně ale je důsledkem působení několika příčin dohromady, a ne pouze jednou z nich (Gaston et al. 1998). Rapoportovo pravidlo může být uplatněno i ve vztahu k rostoucí nadmořské výšce, v průměru druhy vysokých nadmořských výšek mají větší areály (Stevens 1992).

1. 1. Hypotézy vysvětlující Rapoportovo pravidlo

Klimatická variabilita

Klasické vysvětlení Rapoportova pravidla je pomocí hypotézy, která přisuzuje klíčový význam klimatické variabilitě prostředí. Variabilita klimatu směrem k pólům je větší, a s tím je spojená větší proměnlivost prostředí. Nemigrující jedinci v temperátní oblasti proto spíše budou generalisté, využívající více habitatů a obývající větší areály, než aby byli specializovaní pouze na konkrétní úzké podmínky, jako jsou jedinci v tropech, žijící v menších areálech (Stevens 1989). Pro tuto hypotézu hovoří např. výzkum na savcích Palearktidy, kde autoři uvádějí, že roční změna teplot je důležitá proměnná při předpovídání velikosti areálu. Pokud je roční rozsah teplot širší, areály jsou větší (Letcher a Harvey 1993). Druhy vyskytující se ve vysokých nadmořských výškách se musí vypořádat s větší proměnlivostí podnebí, proto nepřekvapuje skutečnost, na kterou poukázal Stevens, že vykazují větší areály (Stevens 1992). Širší tolerance druhů ke klimatickým změnám vede k rostoucím areálům, jak se zvyšující se zeměpisnou šířkou, tak nadmořskou výškou (Stevens 1992). Stálejší klima v tropech sice umožňuje specializaci na neměnné podmínky prostředí a může vést k malým areálům (Stevens 1989), ale zároveň může vést k opačnému důsledku, který odporuje Rapoportovu pravidlu, kdy druhy mají v relativně málo variabilním prostředí tropů větší možnost šíření a tudíž větší areály (Gaston 1999).

Sezónně migrující druhy zakoušejí menší změnu klimatických podmínek a pozitivní vztah zeměpisné šířky a geografického rozšíření u nich nebyl nalezen (Stevens 1989). Nicméně migrující i nemigrující ptáci vykazují Rapoportovo pravidlo vzhledem k nadmořské výšce. Může to být následkem faktu, že v horách jsou významné spíše výkyvy teplot během dne a noci, než sezónní změny teploty. Proto druhy migrující z nižší do vyšší nadmořské výšky a naopak zažívají větší extrémní změny než druhy, které migrují sezónně. Z uvedeného vyplývá, že migrace v altitudinálním rozsahu je méně efektivní v minimalizaci extrémních klimatických výkyvů, jež ptáci zažívají, než je sezónní migrace ptáků v rozsahu latitudinálním. Výsledné geografické rozšíření ptáků je tak více odrazem altitudinálního rozmezí než latitudinálního (Stevens 1992). Potvrzeno např. pro pěvce andských oblastí, kde hlavní podíl na výsledné velikosti a tvaru areálu má topografie hor (Ruggiero 2001).

Velikost území

Odlíšná hypotéza vysvětlující Rapoportovo pravidlo předpokládá, že zmenšení areálů směrem k rovníku je následkem poklesu velikosti území. Studie o poklesu geografického rozšíření směrem k rovníku totiž byly dělány často na druzích Nového světa, kde zmenšení jejich

areálů může jednoduše odrážet úbytek pevniny. Uvedený předpoklad byl vyvrácen u ptáků Nového světa (Blackburn a Gaston 1996b). Na území Palearktidy, kde nedochází k poklesu rozlohy pevniny směrem k rovníku, savci přesto vykazují zmenšování areálů s nižší zeměpisnou šířkou (Letcher a Harvey 1993). Proto se hypotéza jeví jako nevhodná k obecnému vysvětlení Rapoportova pravidla (Gaston et al. 1998).

Odlišná míra extinkce

Rapoportovo pravidlo může být důsledkem odlišné míry extinkce druhů ve vyšších zeměpisných šířkách. Druhy zde žijící byly během dob ledových a meziledových v průběhu pleistocénu pod selekčním tlakem na toleranci klimatických výkyvů a přežili tedy spíše generalisté, kteří mají větší areály. Specializované druhy s malými areály, které nebyly schopné zvládat změny klimatu, podléhaly větší míře extinkce. Vliv zalednění byl ale daleko závažnější na severní, než na jižní polokouli, proto je nepravděpodobné, že by teorie o odlišném vymírání byla uplatnitelná celosvětově na vztah mezi zeměpisnou šířkou a geografickým rozšířením (Rohde 1996).

Druhová diverzita a kompetice

Jak je obecně známo, druhová diverzita klesá s rostoucí zeměpisnou šířkou (Stevens 1989) a proto ve vyšších latitudách mohou mít druhy areály větší, jelikož biodiverzita je zde menší a míra kompetice mezi druhy nižší (Stevens 1989, 1996). Vliv kompetice potvrzují Terborgh a Weske, kteří poukazují na skutečnost, že kompetitivní vyloučení může být významným faktorem v rozšíření andských pěvců (Terborgh a Weske 1975).

Biogeografické hranice

Poslední hypotéza vysvětlující Rapoportovo pravidlo, kterou zmíním, předpokládá, že geografické rozšíření může být určeno rozsahem biogeografických provincií (též používáno označení bioregiony a ekoregiony) nebo biomů. Druhy zvětšují svoje rozšíření (své areály) snadněji v rámci biogeografických provincií nebo biomů než napříč biogeografickými provinciemi nebo biomy (Blackburn a Gaston 1996b, Smith et al. 1994) a myšlenka proto dobře odpovídá skutečnosti, že v Nearktidě a Palearktidě se biogeografické provincie a biomy zvětšují s latitudou zřetelněji, než na jiných kontinentech (Gaston et al. 1998).

Je zajímavé poznamenat, že Rapoportovo pravidlo, může být pouze vedlejším následkem Bergmannova pravidla (viz další kapitola). Velikost těla roste s rostoucí zeměpisnou šířkou, a

protože vztah mezi velikostí těla a velikostí areálu je ve většině případů také kladný, Rapoportovo pravidlo, čili zvětšování areálů s rostoucí zeměpisnou šířkou, je logickým vyústěním uvedených korelací (Ashton a Feldman 2003).

1. 2. Platnost Rapoportova pravidla u různých skupin obratlovců

Rapoportovo pravidlo bylo zkoumáno hlavně na taxonech Severní Ameriky a obratlovcích (Gaston et al. 1998). I z tohoto důvodu je všeobecná platnost Rapoportova pravidla diskutabilní. Ukazuje se, že zvětšování areálů s rostoucí zeměpisnou šířkou není pravidlo, ale spíše lokální jev, hlavně se vyskytující v Palearktidě a Nearktidě okolo 40 až 50 ° severní zeměpisné šířky (Rohde 1996). Pro savce Severní Ameriky platí silný vztah mezi velikostí areálu a zeměpisnou šířkou, nebo-li podpora Rapoportova pravidla. Vztah mezi velikostí areálu a šířkou kontinentu je slabý (Pagel et al. 1991). Naopak pro australské savce Rapoportovo pravidlo neplatí vůbec, ale vztah mezi geografickým rozšířením a šířkou kontinentu se jeví zásadní. Důvod, proč se v Austrálii Rapoportovo pravidlo neprojevuje, je možné hledat v malém rozsahu zeměpisné šířky. Alternativní příčinou může být, že menší pevnina obsahuje více savčích druhů, které danou rozlohu zaplní téměř kompletně (Smith et al. 1994).

Platnost Rapoportova pravidla pro ptačí druhy prokázal v nedávné době Cardillo (2002). Jiná je ovšem situace konkrétně pro novosvětské ptačí druhy. Nejmenší velikost areálů u ptačích druhů Nového světa se nenachází na rovníku, jak by se dalo vyvozovat z Rapoportova pravidla, ale v oblasti kolem 17 ° severní z. š., kde je také velký počet druhů. Takovéto rozložení areálů není pravděpodobně důsledkem klimatické variability, ale spíše biogeografií Nového světa, kde v oblasti kolem 17 ° s. z. š. je kontinent nejuzší v longitudinálním směru. Ptačí druhy lesů kopírují geografické rozšíření podle jižních tropických deštných lesů (nebo naopak lesů severních), jež dosahují hranic svého severního (nebo jižního) rozšíření právě kolem 17 ° s. z. š. Druhy s malými areály mají zároveň střední bod jejich rozšíření kolem 17 ° s. z. š., u druhů s velkými areály je střed posunutý severněji nebo jižněji (Blackburn a Gaston 1996b).

Studie dělané na kontinentu Jižní Ameriky obecně nepotvrzují Rapoportovo pravidlo. Může to být následkem toho, že ve směru od severu k jihu se extrémní klimatických podmínek na jižní polokouli nemění tak rychle, jako na severní polokouli. Na severní polokouli je více pevniny a klima je zde výrazně kontinentální. Oproti tomu na jižní polokouli je pevniny méně a výkyvy klimatu jsou zmírňované oceánem (Gaston 1999).

Po stručném představení Rapoportova pravidla se v následujících kapitolách ve své bakalářské práci budu zabývat jednotlivými znaky životních strategií a jejich vlivem na geografické rozšíření u obratlovců.

2. Velikost těla a geografické rozšíření

2. 1. Velikost těla a velikost areálů

Většinou je dokumentován pozitivní vztah mezi velikostí těla jedince a velikostí areálu (Taylor a Gotelli 1994, Gaston a Blackburn 1996a, Pyron 1999). Vysvětlení tohoto jevu může být různé, a komplikuje ho skutečnost, že příčina vztahu mezi velikostí těla a areálu se může lišit mezi jednotlivými taxony (Gaston 1990). Jedna z možností je, že s rostoucí velikostí těla roste velikost domovského okrsku. Velká zvířata totiž spotřebují více energie a potravy, a tak pokud potravy není nadbytek, musí mít větší teritoria, kde potravu hledají. Potrava u druhů lovících kořist je více rozptýlena a predátoři mají proto větší domovské okrsky než druhy pasoucí se na vegetaci (McNab 1963). Dále byla v této souvislosti zkoumána disperze, která je u velkých zvířat rychlejší a úspěšnější. Mohou díky tomu osídlit větší díl jejich potencionálního rozšíření, tj. areál, který mohou obsadit pokud překonají všechny překážky (Gaston a Blackburn 1996b). Velikost areálu může souviset i s rozlišením druhů na specialisty a generalisty. Druhy menších velikostí mohou být úzce zaměřené na určitý habitat a z důvodu omezené potravní nabídky dosahují menšího geografického rozšíření (Brown 1984, Pyron 1999). Může ale nastat i opačný případ, kdy malé druhy jsou více rozšířené, protože mají rychlejší generační obrat, tj. za stejnou dobu mají více potomků než velká zvířata (Fenchel 1974). Rychleji kolonizují volný prostor a jejich náchylnost k vymření je menší (Gaston 1990, Taylor a Gotelli 1994).

U ptačích druhů Nového světa byl prokázán pouze slabý vztah mezi velikostí těla a velikostí areálu, většina druhů má areály nevelké rozlohy. Druhy s malým tělem mohou obývat malé nebo velké areály, druhy s velkým tělem ovšem mohou obývat pouze velké areály (Blackburn a Gaston 1996a, b).

Velikost těla nemusí být jediný faktor, který určuje velikost areálu. Např. u sladkovodních ryb Evropy je mnohem důležitější výběr habitatu a typ migrace. Specializované, nemigrující a diadromní druhy, nebo-li druhy migrující mezi sladkými pevninskými vodami a slanými vodami moří, vykazují menší areály (Griffiths 2006).

2. 2. Velikost těla a zeměpisná šířka – Bergmannovo pravidlo

Bergmannovo pravidlo v původní definici popisuje vztah mezi velikostí těla u teplokrevných druhů obratlovců mezidruhově (vnitrorodově) a klimatem (Bergmann 1847 ex James 1970), později Rensch (1938) definoval působení Bergmannova pravidla i vnitrodruhově. Blackburn et al. (1999) pro odlišení navrhuje pro vnitrodruhové uplatnění Bergmannova pravidla název Jamesovo pravidlo. Jedinci žijící na odlišných místech, podléhající různým podmínkám prostředí, vykazují rozdílnou velikost těla, konkrétně v chladných oblastech jsou zvířata větší než v teplých (Mayr 1956). Obecně řečeno, Bergmannovo pravidlo vyjadřuje vztah mezi velikostí těla, zeměpisnou šířkou a teplotou, kdy s rostoucí zeměpisnou šířkou teplota obvykle klesá a velikost těla roste (Ashton 2002a).

Toto pravidlo bylo sice původně koncipováno pouze na úrovni druhu - mezidruhově a vnitrodruhově, na úrovni vyšších taxonů, jako jsou řády a čeledi, se ovšem tento trend projevuje také. Doloženo např. pro ptáky a savce (Ashton a kol. 2000, Meiri a Dayan 2003).

2. 2. 1. Hypotézy vysvětlující Bergmannovo pravidlo u endotermů

Udržování stálé teploty

Tradiční vysvětlení pro Bergmannovo pravidlo, které navrhoval i Bergmann, je hypotéza o udržování stálé tělesné teploty u endotermních živočichů. Stálá tělesná teplota je dosahována vyrovnaným poměrem mezi produkcí tepla a jeho ztrátou (Bergmann 1847 ex James 1970). Větší jedinci mají relativně menší povrch těla a ztrácejí tak méně tepla než malá zvířata, nebo-li je pro ně snazší udržet tělesnou teplotu v chladnějších podmínkách (Mayr 1956, Brown a Lee 1969). Naopak v teplých oblastech je výhodné být malý, jelikož malá zvířata mají poměr mezi povrchem těla a objemem větší, ztrácejí tak více tepla (Brown a Lee 1969).

Bergmannovo pravidlo se ale mohlo vyvinout u živočichů spíše jako nutnost ochlazování, než jako nutnost udržení tepla. Živočichové žijící v suchých teplých oblastech mohou získat výhodu pokud jsou menší, a následkem toho efektivněji ztrácejí teplo evaporací (Blackburn et al. 1999). Role klimatu na velikost těla se netýká pouze teploty, ale také vlhkosti. Oba faktory působí v kombinaci a mají negativní vztah k velikosti těla, tj. čím větší teplota a vlhkost, tím menší velikost těla (James 1970).

Nicméně pro udržení tělesné teploty jsou možná ještě více, než velikost těla, důležité izolační mechanismy jako hustá a dlouhá srst nebo struktura peří (Scholander 1955). Ačkoliv

větší jedinci ztrácejí relativně méně tepla, absolutní ztráty jsou větší a energetické náklady vyšší (McNab 1971). Podle fyziologických studií, kde porovnávali velikost ztráty tělesného tepla u jedinců různých velikostí a odlišné hustoty srsti, by se velcí jedinci měli vyrovnávat s nízkými či vysokými teplotami spíše změnou ve struktuře srsti nebo peří, než změnou velikosti těla (Studel et al. 1994). Pro malé jedince by např. prodloužená srst mohla být na obtíž, silnější vliv na tepelné ztráty u nich mají změny ve velikosti těla. Z tohoto důvodu by malí jedinci měli robustněji odrážet Bergmannovo pravidlo (Studel et al. 1994). Tento teoretický předpoklad se ale nepotvrdil u savců (Ashton et al. 2000, Meiri a Dayan 2003) ani u ptáků (Ashton 2002a). Freckleton et al. (2003) dokonce našli opačný vztah - s Bergmannovým pravidlem vykazují větší shodu velká zvířata. U menších jedinců (zhruba do 10 kg) je výměna srsti více efektivní a dopad na udržování tepla významnější než u velkých jedinců, u kterých je účinnější změna velikosti těla. Jako příklad uvádějí změnu mezi zimní a letní srstí u jelena lesního (*Cervus elaphus*). Platnost hypotézy o tepelných ztrátách tak zůstává nejistá (Ashton 2002a).

Sezónnost prostředí - odolnost proti hladovění

Tato hypotéza interpretující Bergmannovo pravidlo předpokládá výhodnost větší velikosti těla v sezónním prostředí vyšších zeměpisných šířek. Větší zvířata si mohou uložit více tuku, absolutně i relativně, a tukové zásoby jim poslouží k úspěšnějšímu přežívání během období s nedostatkem potravy (Lindstedt a Boyce 1985). Vztah mezi velikostí těla a odolností proti hladovění se objevuje mezidruhově i vnitrodruhově (Sand et al. 1995, Ashton 2002a).

Kvalita a kvantita potravy

Vliv typu potravy a její hustoty je další z teorií objasňující Bergmannovo pravidlo. Pro některé savce platí kladný vztah mezi kvalitní, hojnou potravou a velikostí těla. Velikost těla u savců (predátorů) Severní Ameriky nezávisí na zeměpisné šířce, ale roste, pokud roste velikost těla jejich kořisti (McNab 1971). Nedostatek potravy ve vyšších zeměpisných šířkách může vysvětlovat, proč se např. lasicovití (*Mustelidae*) neřídí Bergmannovým pravidlem, velikost těla u nich klesá ve vyšších zeměpisných šířkách z důvodu prosté limitace potravou (Erlinge 1987).

Kompetice

Bergmannovo pravidlo a jeho platnost může často souviset s mírou kompetice mezi jednotlivci v určitém společenstvu. Pokud jsou např. dva predátoři zaměřeni na stejný typ a

potazmo velikost kořisti, může u jednoho z nich dojít k posunu znaků, kdy predátor zmenší svoji velikost, aby se vyhnul konkurenci o potravu podobné velikosti (McNab 1971). Kompetice o totožnou potravu může také vyústit v kompetitivní vyloučení. Následkem nepřítomnosti predátora ve vyšších zeměpisných šířkách mohou zvířata, která jsou v malých zeměpisných šířkách drobná, zvětšit svoji velikost (McNab 1971). Změna velikosti těla latitudinálně tedy může být dána výskytem stejně zaměřeného predátora a např. teplota nemusí být významným faktorem. Podobně fakt, jestli malá zvířata potvrzují Bergmannovo pravidlo, závisí na přítomnosti největšího predátora ve společenstvu (McNab 1971).

Jako u mnoha jiných pravidel, je možné, že za daný trend není zodpovědná pouze jedna příčina ale souhra mnoha mechanismů, které se u různých taxonů projevují v odlišné míře.

2. 2. 2. Platnost Bergmannova pravidla u endotermních obratlovců

Bergmannovo pravidlo neplatí pro všechny endotermny beze zbytku, ale u většiny ptáků (přes 65 %) a savců (72 %) se trend zvětšujícího se těla se zeměpisnou šířkou potvrzuje (Meiri a Dayan 2003).

Ptáci

Většina druhů ptáků na celém světě potvrzuje Bergmannovo pravidlo, větší jedinci v rámci druhu nebo mezi blízce příbuznými druhy, se vyskytují ve studenějším klimatu (James 1970, Blackburn a Gaston 1996a, Gaston a Blackburn 1996c, Ashton 2002a). Pravidlo platí, jak pro nemigrující jedince, tak pro sezónní migranty, kteří se pohybují v menších teplotních rozmezích a vyhnou se vlivu sezónních studených teplot. Předpoklad, že by selekce na velikost těla byla intenzivnější a Bergmannovo pravidlo silnější u stálých ptáků, se potvrdil (Meiri a Dayan 2003). Nicméně jsou studie, které mezi tažnými a stálými ptáky v síle Bergmannova pravidla nenašly rozdíly (Ashton 2002a). Z publikovaných informací vyplývá, že odolnost proti hladovění bude hrát zřejmě u ptáků větší roli než tradiční hypotéza o udržování tepla (Ashton 2002a). Objevují se ale i studie, které platnost Bergmannova pravidla u ptáků nepotvrzují. Cardillo (2002) uvádí, že latitudinální trend zvětšování velikosti těla směrem k pólům platí jen pro druhy jižní polokoule.

Savci

Pro savce (vnitrodruhově) žijící v odlišných podmínkách na celém světě je podpora Bergmannova pravidla relativně silná (Sand et al. 1995, Ashton et al. 2000, Meiri a Dayan

2003). U savců menších hmotností (do 500g) je tendence ke shodě s Bergmannovým pravidlem slabší, u řádu hlodavců (Rodentia) dokonce žádná. Mnoho savců v této hmotnostní kategorii si vyhrabává nory a žijí po většinu roku ve stálých mikroklimatických podmínkách. Do skupiny pod 500g spadají také hlodavci z čeledi pytloušovitých (Heteromyidae), z nichž mnoho přežívá zimu strnulostí nebo hibernací, vyhnou se tak nepříznivým nízkým teplotám. Zmíněná fakta mohou být důvodem, proč tito savci pouze málo potvrzují Bergmannovo pravidlo (Meiri a Dayan 2003). Správnost vysvětlení se jeví pravděpodobná při srovnání norujících savců s letouny (Chiroptera). Spadají sice do stejné hmotnostní kategorie, ale letouni si nedělají žádné nory, a nepřekvapí proto, že Bergmannovo pravidlo potvrzují výrazně (Meiri a Dayan 2003). Na druhé straně Ashton et al. (2000) mezi různými hmotnostními kategoriemi savců nenašli žádný rozdíl v síle Bergmannova pravidla. Do své studie ovšem zahrnuli pouze savce se širokým geografickým rozšířením, takže malí savci, kteří mají často omezené areály, se v jejich analýze neobjevili (Meiri a Dayan 2003).

2. 2. 3. Hypotézy vysvětlující Bergmannovo pravidlo u ektotermů

Ačkoliv Bergmannovo pravidlo bylo původně formulováno pouze pro endotermny, podobný vztah mezi velikostí těla a zeměpisnou šířkou byl nalezen i u některých ektotermů, živočichů s nestálou teplotou těla (Lindsey 1966, Van Voorhies 1996, Ashton 2002b, Griffiths 2006).

Udržování/ztráta tepla

Pro ektotermny nelze hypotézu, vytvořenou pro endotermny, o udržování stálé tělesné teploty uplatnit (Ashton 2002b). Navíc velké tělo získává teplo pomaleji, proto může být pro ektotermny v chladném prostředí nevýhodou. Malé tělo má větší poměr mezi povrchem a objemem a dochází tak u něj k rychlejšímu oteplování i ochlazování. Rychlejší ohřátí těla může být jedním z důvodů, proč např. ještěři a hadi vykazují v chladném prostředí zmenšenou velikost (Stevenson 1985). Malá zvířata v chladném prostředí mohou být schopna regulovat tělesnou teplotu více svým chováním a být aktivní po delší úsek dne (Ashton a Feldman 2003).

Sezónnost prostředí - odolnost proti hladovění

Hypotézu odolnosti proti hladovění, která byla zmíněna pro endotermny (Lindstedt a Boyce 1985), lze uplatnit i u ektotermů (Ashton 2002b, Ashton a Feldman 2003).

Kvalita a kvantita potravy

Podobné vysvětlení jako pro endotermny, kdy velikost těla u predátorů může odrážet velikost jejich dostupné kořisti (Lindsey 1966).

Kompetice

Stejná teorie jako u endotermů, ve vyšších latitudách není tak velká kompetice o zdroje mezi jedinci, proto může dojít ke zvětšení velikosti (Ashton et al. 2000).

Schopnost migrace

Migranti mají obecně větší tělo, Bergmannovo pravidlo u ryb může být tedy vysvětleno větším podílem migrantů v chladných oblastech vyšších zeměpisných šířek (Lindsey 1966, Griffiths 2006).

Vliv teploty a vlhkosti

Faktorem, který u ektotermů má pravděpodobně významnou roli při objasňování Bergmannova pravidla, je vliv teploty a vlhkosti na velikost těla. V nižších teplotách vyšších latitud je růst pomalejší, doba hibernace je prodloužená a trvá tak déle, než jedinci dosáhnou velikosti nutné k rozmnožování. Často musí dobu první reprodukce oddálit do další sezóny a výsledná velikost těla je tudíž u ektotermů větší. To může být částečné vysvětlení pro větší velikost v chladnějším klimatu (Berven a Gill 1983, Hemelaar 1988, Adolph a Porter 1996, Wapstra a Swain 2001, Aston 2002b).

Pro obojživelníky je možná více než teplota důležitá vlhkost okolního prostředí (Aston 2002b). Ztráta vody evaporací je ovlivněna poměrem povrchu k objemu těla, tudíž větší obojživelníci ztrácejí relativně méně vody a odolnost proti vysychání je u nich (oproti malým jedincům) lepší. Mohou tak snadněji obydlovat sušší oblasti (Nevo 1973).

Vývojové procesy

Větší tělo u ektotermů v chladném prostředí může být následek vývojových procesů. Buňky při nižších teplotách dorostou větší velikosti a výsledkem je i zvětšené tělo. V pozadí Bergmannova pravidla u ektotermů tak nemusí být žádné genetické změny nebo adaptivní procesy, protože tělo se zvětší pouze v důsledku fenotypové plasticity (Van Voorhies 1996). U studie, kterou provedl Van Voorhies (1996) je ale problém, že nepracoval s tělními buňkami, ale sledoval velikost u vajíček a červených krvinek. Není ovšem vůbec jisté, zda velikost vajíček a červených krvinek pozitivně koreluje také s velikostí tělních buněk. Závěry

o negenetickém původu změny velikosti těla tak mohou být zcela chybné (Patridge a Coyne 1997). Např. Litzgus et al. (2004) prokázala, že velikost tělních buněk u želv nevrůstá s rostoucí zeměpisnou šířkou, nebo-li klesající teplotou. Velikost těla u želv ale s latitudou koreluje pozitivně, a proto velikost buněk nemůže být příčinou Bergmannova pravidla.

2. 2. 4. Platnost Bergmannova pravidla u ektotermních obratlovců

Ryby a obojživelníci (žáby, mloci)

Většina druhů ryb (Lindsey 1966) a obojživelníků potvrzuje Bergmannovo pravidlo, mají větší tělo ve vyšších zeměpisných šířkách a v chladnějším prostředí (Lindsey 1966, Hemelaar 1988, Ashton 2002b, Morrison a Hero 2003). Mloci vykazují silnou shodu s Bergmannovým pravidlem. U žab je síla vzájemného vztahu mezi velikostí těla a latitudou slabší, mezi zeměpisnou šířkou a teplotou dokonce žádný vztah doposud nebyl prokázán (Ashton 2002b).

Plazi

a) Hadi a ještěři

Pro hady a ještěry platí obrácený vztah mezi velikostí těla a zeměpisnou šířkou, než jaký říká Bergmannovo pravidlo, jsou větší v nižších zeměpisných šířkách a v teplejším prostředí. Data z této studie ovšem pocházejí pouze ze severní polokoule, hlavně z mírného pásma, proto mohlo dojít ke zkreslení výsledku (Ashton a Feldman 2003). Nicméně uvedený trend může být vysvětlen např. pomocí zmíněné hypotézy o rychlejším zisku tepla při malé velikosti těla (Stevenson 1985). Existují ale samozřejmě i výjimky. Opakem je např. leguánek stepní (*Sceloporus undulatus*), který Bergmannovo pravidlo potvrzuje. Jeho větší velikost těla v chladných oblastech může být zapříčiněna zpožděným dospíváním. Ještěři v chladných oblastech přežívají lépe jako nedospělí jedinci, proto odsouvají dospívání do doby, než dosáhnou určité velikosti (Angilletta et al. 2004). Lindsey (1966) našel u hadů pouze slabou tendenci pro Bergmannovo pravidlo, u ještěrů nenalezl trend žádný.

b) Želvy

Želvy vodní i suchozemské potvrzují Bergmannovo pravidlo (Iverson et al. 1997). Data z této studie ovšem pocházejí pouze ze severní polokoule, proto mohlo jako u hadů a ještěrů opět dojít ke zkreslení výsledku (Ashton a Feldman 2003). Naopak Lindsey (1966) nenašel žádnou tendenci pro suchozemské želvy. Konstituce těla u želv - krunýř a celková zavalitost, není příznivá pro rychlé zahřívání nebo ochlazování, ale může být výhodou v udržování tepla a

tělesné teploty. Proto selekce působí ve směru většího těla v chladném prostředí, podobně jako u ptáků a savců (Ashton a Feldman 2003).

3. Věk a velikost těla v době dospívání a geografické rozšíření

3. 1. Věk v době dospívání u endotermních obratlovců

U endotermů věk dospělosti závisí na úmrtnosti dospělých jedinců a hustotě populace (Ricklefs 2000a). Čím je úmrtnost vyšší, tím více bude snížen věk první reprodukce a naopak. Rovněž vztahy ve společenstvu mají velký vliv na fitness jednotlivců (Ricklefs 2000a). Např. ve velké populaci mladí jedinci mohou být vytlačováni do méně kvalitních okrajových habitatů, kde mají malou naději na úspěšnou reprodukci. Vyplatí se jim tedy oddálit první rozmnožování do doby, než budou schopni díky svým zkušenostem obsadit kvalitní habitat a obhájit teritorium (Ricklefs 2000a).

Vztah mezi dobou prvního rozmnožování a geografickým rozšířením je ovlivňován také proměnlivostí prostředí. Ve vyšších zeměpisných šířkách a nadmořských výškách je prostředí více sezónní, doba rozmnožování je omezena pouze na krátkou dobu, jedinci jsou vystaveni větším výkyvům okolí a limitováni dostupností zdrojů. Riziko ztráty potomků je v takovém prostředí velké, a je proto výhodné investovat do reprodukce méně a věk dospělosti oddálit (Ferguson a McLoughlin 2000).

3. 2. Věk a velikost těla v době dospívání u ektotermních obratlovců

Ryby

Jedinci v teplejším prostředí nižších latitud rostou rychleji a mají kratší délku života (L'Abée-Lund et al. 1989). Roli v rychlosti růstu ale mohou hrát i genetické faktory, lokální nabídka potravy nebo délka fotoperiody. Proto například pstruh obecný (*Salmo trutta*) v severních oblastech Norska, kde je více potravy a delší fotoperioda, roste rychleji, než by odpovídalo pouhému vztahu teploty a růstu (L'Abée-Lund et al. 1989). Úmrtnost mláďat i dospělých jedinců je v malých zeměpisných šířkách vyšší, proto jsou zde jedinci pod selekčním tlakem na časný věk první reprodukce, malou velikost v dospívání a velkou investici do reprodukce. Velikost těla a věk jedinců v dospívání může do značné míry ovlivnit nabídka potravy nebo intenzita predace. Velikost a věk v době prvního rozmnožování, stejně jako délka života, tedy

rostou se zvyšující se zeměpisnou šířkou, potažmo chladnější teplotou vod (L'Abée-Lund et al. 1989, Jonsson a L'Abée-Lund 1993, Vila-Gispert et al. 2002, Heibo et al. 2005).

Obojživelníci

V chladných oblastech vyšších zeměpisných šířek a nadmořských výšek ektotermové rostou pomaleji a mají kratší období růstu, protože je zde prodlouženo období hibernace. Trvá tak déle než dosáhnou tělesné velikosti nutné pro rozmnožování. I když je celková doba růstu delší, samotná růstová rychlost za rok může být vyšší, a tak mohou dosáhnout větší velikosti těla (Hemelaar 1988). Se zvyšující se zeměpisnou šířkou a nadmořskou výškou tedy u obojživelníků roste věk dospělosti i velikost těla (Hemelaar 1988, Morrison a Hero 2003)

Teplota nemusí být jediným faktorem ovlivňujícím věk a velikost těla v době dospívání. Roli může hrát kvalita a dostupnost potravy, genetické faktory nebo oddálení reprodukce. Růstová rychlost se u ektotermů výrazně zpomalí po dosažení pohlavní zralosti, tudíž jedinci, kteří oddálí věk prvního rozmnožování, mohou dosáhnout většího těla a těžit z jeho výhod. Větší jedinci např. žijí déle a mohou produkovat větší snůšky i potomky, kteří mají lepší naději na přežití (Hemelaar 1988, Morrison a Hero 2003).

Plazi

Věk a velikost v době prvního rozmnožování jsou u plazů, stejně jako u předešlých skupin ektotermů, závislé na teplotě prostředí. Vliv teploty prostředí může být uplatněn jak latitudinálně tak altitudinálně. V teplých oblastech jedinci dosahují pohlavní zralosti dříve a mají menší velikost. V chladných oblastech mají zmenšenou možnost růstu, resp. doba, po kterou mohou růst, je kratší, protože období hibernace je delší. Podmínky pro růst jsou rovněž méně příznivé po celý rok. Proto odkládají dobu prvního rozmnožování a výsledná velikost těla a věk v době pohlavní dospělosti je větší (Adolph a Porter 1996, Rohr 1997, Wapstra a Swain 2001, Wapstra et al. 2001, Angilletta et al. 2004).

Ve vyšších nadmořských výškách může hrát roli např. to, že malá velikost těla při rozmnožování může být v daných podmínkách pro samičí pohlaví nevýhodná. Pokud jsou zdroje ve vyšší nadmořské výšce limitované, malé samice nejsou schopné investovat do růstu i do reprodukce, pouze velké samice jsou schopné nashromáždit dost zdrojů pro reprodukci (Rohr 1997). Když je odkládání reprodukce nevýhodné z hlediska fitness jednotlivce, dospívají jedinci v chladnějších oblastech ve stejném věku jako ti v teplejších. Mají ale tím pádem menší velikost (Radder 2006). Klinální variabilita věku dospělosti nemusí být pouze

odrazem vlivu různých podmínek prostředí a výsledné fenotypové plasticity (Wapstra et al. 2001), ale může být také dána geneticky (Ballinger 1979).

4. Velikost snůšky, velikost vajíček, počet snůšek, délka života jedince a geografické rozšíření u endotermů

4. 1. Velikost snůšky

Velikost snůšky, nebo-li počet vajec, u ptáků roste se zvyšující se zeměpisnou šířkou (Moreau 1944 ex Ricklefs 2000b, Lack 1947 ex Ricklefs 2000b, Cody 1966, Hussell 1972, Koenig 1984, 1986, Young 1994, Cardillo 2002, Evans et al. 2005).

Hypotéz, vysvětlujících tento trend je několik:

Limitace potravou

Lack vidí hlavní roli v množství potravy, které si jedinci mohou opatřit v mírném pásu a v tropech. V mírném pásu je den v období rozmnožování delší a ptáci mají více času na shánění potravy. Ve výsledku za den seženou potravy více a mohou si dovolit větší snůšky (Lack 1947 ex Ricklefs 2000b). Ačkoliv je tato myšlenka přisuzována Lackovi, o tom, že temperátní ptáci jsou ve výhodě, protože mají více času na krmení, se zmínil už Averill (1933). Lackovu hypotézu o důležitosti délky dne při shánění potravy potvrdil Hussell (1972). Ale např. u vlaštovky obecné (*Hirundo rustica*) a jiříčky obecné (*Delichon urbica*) byla hypotéza o vlivu délky dne na velikost snůšky vyvrácena. Velikost snůšky klesala, ačkoliv délka dne rostla a naopak. Důvodem může být, že ne všechen čas během dne je v severních latitudách využit ke krmení, ostatní aktivity jako odpočinek a úprava peří také zabírají nějaký čas (Møller 1984).

Produkce potravních zdrojů v tropických oblastech je menší než v temperátních oblastech, protože zde nenastává sezónní průběh klimatu a s tím spojená nadprůměrná nabídka potravy v určitém období. V tropech proto může být velikost snůšky limitována množstvím potravy (Cody 1966, Hussell 1972, Ricklefs 1980, Martin 1995).

Hnízdní predace

Na vyšší intenzitu predace, které jsou ptáci vystaveni v tropech, jako první poukazují Moreau (Moreau 1944 ex Ricklefs 2000b) a Skutch (1949). Zdůrazňují, že míra predace je mnohem

větší v tropech než v mírném pásu a aby riziko zpozorování predátorem a míru predace ptáci zmenšili, snižují při krmení návštěvu hnízda (Ghalambor a Martin 2001). Mohou si proto dovolit pouze malé snůšky. Minimalizace návštěv dosahují i tím, že přinášejí větší kousky potravy (Skutch 1949). Obecně pokud je predace vysoká, rodiče zmenšují investice vkládané do jedné snůšky, aby v případě celkové ztráty snůšky jejich újma nebyla tak obrovská, a mohli vynaložit energii a čas na snůšku novou. Proto v tropech mají ptáci snůšky malé a v mírném pásu, kde je míra predace nižší a délka sezóny rozmnožování kratší, mají snůšky velké (Slagsvold 1982). Ovšem některé studie rozdíl v intenzitě predace mezi mírným pásem a tropy zpochybňují (Oniki 1979), rozdílnost míry predace tak zůstává nejasná (Martin 1996).

Stabilita a sezónnost prostředí

Skutch (1949) vidí příčinu malé snůšky u tropických ptáků v dlouhodobé stálosti tropického prostředí a neměnné populační hustotě. Úmrtnost dospělých jedinců je malá, a není proto třeba mnoho nových mladých jedinců, aby se populace udržela na stabilní početní úrovni. Podobně Cody (1966) klade hlavní důraz na klimatickou stabilitu prostředí. Velikost snůšky tedy odráží stabilitu prostředí, ve vyšších zeměpisných šířkách a nadmořských výškách je stabilita nižší a snůšky jsou větší a naopak. V nestabilním prostředí mírného pásu populace nedosahují nosné kapacity prostředí, a proto jednotlivci mohou investovat více energie do reprodukce a do větších snůšek. Ve stabilním prostředí tropů populace dosahují nosné kapacity prostředí, jedinci musí věnovat více času a energie do vnitro- a mezidruhové kompetice a mají proto menší snůšky. Skutch tedy pokládá za hlavní příčinu velikosti snůšky zpětnou vazbu na početnost populace a udržování její stálé velikosti, zatímco Cody vysvětluje velikost snůšky investicí zdrojů a energie na úrovni jedince, buď do snůšky nebo do kompetice, rovněž v závislosti na početnosti populace.

Vztah mezi velikostí snůšky a stabilitou prostředí se nemusí projevovat pouze v rozmezí zeměpisné šířky, ve všech stabilních prostředích mají jedinci snůšky menší. Např. jedinci na klimaticky stabilních ostrovech mají menší snůšky ve srovnání s jedinci na pevnině (Cody 1966).

V Severní Americe je sklon mezi velikostí snůšky a zeměpisnou šířkou strmější než v Jižní Americe. Souvisí to s geografii kontinentů. Jižní Amerika je užší a klima je zmírňováno působením oceánu. Nejsou zde proto tak velké rozdíly mezi nestabilním kontinentálním a stabilním oceánským klimatem (Cody 1966). Rozdíl vynikne ve srovnání s kontinentem Afriky, kde je pevnina širší a sklon vztahu mezi velikostí snůšky a latitudou je stejný směrem na sever i na jih od rovníku (Young 1994).

Pokud velikost snůšky závisí na klimatické stabilitě prostředí a roste se zvyšující se latitudou, tak by velikost snůšky u ptáků měla růst i se zvyšující se altitudou, jelikož horské prostředí je klimaticky nestabilní (Cody 1966). Pro tento předpoklad jsou důkazy ale velice chabé, pouze málo zkoumaných druhů ptáků má větší snůšku ve vyšších nadmořských výškách (Krementz a Handford 1984). Procesy, které ovlivňují životní strategie ptáků, v těchto dvou prostředích nejsou stejné a podobnost mezi charakterem zeměpisné šířky a nadmořské výšky je pravděpodobně jen povrchní, ale detailnější studie doposud nebyly provedeny.

Ve vysokohorském prostředí je sice celková nabídka zdrojů nízká, ale na rozdíl od mírného pásu jsou zde malé výkyvy v nabídce potravních zdrojů během roku (Krementz a Handford 1984). Pěnkavy mají dokonce ve vyšších nadmořských výškách menší snůšky. Není to důsledek limitace potravou nebo zvýšené predace hnízd, kdy vyšší predace vytváří tlak na menší snůšky, protože u pěnkavovitých hnízdní predace klesá s nadmořskou výškou. Za uvedený trend může pravděpodobně stupeň přežívání mlád'at (Badyaev 1997). V horách jsou mlád'ata krmena rodiči déle než v nížinách a díky prodloužení rodičovské péči mají mlád'ata menší úmrtnost (Martin 1996). Jedinci proto kladou pouze malé snůšky (Badyaev 1997).

Ashmolova hypotéza předpokládá, že velikost snůšky odpovídá stupni sezónního kolísání nabídky potravních zdrojů a je výsledkem faktorů, které limitují velikost populace během nereprodukčního období (v zimě), spíše než množstvím zdrojů během období rozmnožování (v létě). Důvod je, že velikost snůšky je závislá na nabídce zdrojů v období rozmnožování vzhledem k počtu rozmnožujících se jedinců a početnost populace je určena obdobím zimy, kdy je nedostatek zdrojů. Tudíž čím méně bude zdrojů v zimě, tím větší bude mortalita jedinců, a následně v období strmého nárůstu potravy, případně na každého rozmnožujícího se jedince větší podíl z celkové nabídky zdrojů. Jednotlivci si tak budou moci dovolit větší snůšky. Z uvedeného plyne, že čím větší budou sezónní rozdíly v potravní nabídce, tím větší budou snůšky. Proto se větší snůšky vyskytují v prostředí mírného pásu, kde dochází k výraznému kolísání nabídky potravy (Ricklefs 1980, Koenig 1984, 1986). Hypotézu podporují např. studie z jihoamerického kontinentu, který je poměrně úzký a výkyvy klimatu na pevnině jsou tlumeny působením oceánu (Cody 1966). Klima je zde víceméně stabilní, sezónní kolísání nabídky potravních zdrojů je malé a nízká mortalita jedinců v zimě vede k malým snůškám (Young 1994). Silnou podporu pro Ashmolovu hypotézu o vlivu sezónnosti prostředí na velikost snůšky našli Evans et al. (2005). V jejich studii byl odstraněn problém většiny ostatních experimentů, kdy jsou srovnávány druhy nepříbuzné, a rozdílná evoluční historie jednotlivých taxonů může značně zkreslit výsledky.

Autoři zkoumali pěvce z Velké Británie, kteří byli vysazeni na Nový Zéland. Vnitrodruhová variabilita ve velikosti snůšky, tedy byla výhradně výsledkem vlivu prostředí. Menší sezónnost na Novém Zélandu odpovídala menším snůškám, což potvrzuje předpoklady Ashmolovy hypotézy (Evans et al. 2005).

Výjimky

Existují i výjimky, kdy se předpokládaný nárůst snůšky ve vyšších zeměpisných šířkách nepotvrdil. Může to být dáno např. skutečností, že velikost snůšky je omezena tím, jak velkou snůšku jsou rodiče schopni inkubovat, kolik a jak kvalitní potravu dokážou sehnat nebo podnebním pobřežního prostředí. V pobřežním oblastech totiž dochází k pouze mírnému sezónnímu kolísání klimatu a dostupnosti potravy a spolu s ostatními faktory to může být příčinou malé snůšky ve větších latitudách (L'Hyver a Miller 1991).

U parazitických druhů, jako je např. vlhovec hnědohlavý (*Molothrus ater*), nedochází ke změně velikosti snůšky v závislosti na zeměpisné šířce, ale v závislosti na délce hnízdění jejich hostitelů. Hostitelské druhy v severních oblastech mají kratší sezónu hnízdění, a proto vlhovci v těchto oblastech kladou méně vajec (Payne 1976).

4. 1. 1. Velikost snůšky během sezóny

U temperátních ptáků je snůška, která je nakladena později v sezóně, vždy menší (Møller 1984, Young 1994). Důvody mohou být různé, rodiče se na např. mohli opozdit se založením hnízda nebo zakládají již druhou snůšku. Rodiče tak mohou investovat do každého mláděte více, než kdyby měli snůšku velkou. Snaží se tím zmírnit nevýhody, které později narozená mlád'ata mají (Young 1994). Míra poklesu snůšky během sezóny se mění. Ve vyšších zeměpisných šířkách velikost snůšky během sezóny klesá strměji než v nižších z. š. (Young 1994). Možné vysvětlení nabízí hypotéza o přežívání mlád'at. Ve vyšších zeměpisných šířkách, kde je hnízdní sezóna kratší, později vylíhnutá mlád'ata mají menší šanci přežít do následující reprodukční sezóny, protože jsou v sociální a kompetiční nevýhodě oproti dříve vylíhlym jedincům. Proto pokles ve velikosti snůšky během sezóny je zde prudký, na rozdíl od nižších z. š., kde je sezóna delší, a později narozená mlád'ata nemají tak velký handicap (Young 1994). Protože druhé a další snůšky v sezóně jsou menší, náklady na ně jsou rovněž snižené (Pinkowski 1977, Young 1994). Redukce nákladů na pozdější snůšky se může vztahovat k jedné nebo ke dvěma po sobě následujícím sezónám. Pokud se snižování investice do snůšky děje pouze s ohledem na jednu probíhající sezónu, hovoří se o tzv.

vnitrosezónním snižování investice, kdy druhé a další snůšky jsou menší, protože většina energie rodičů byla použita na snůšku první (Pinkowski 1977). Pokles ve velikosti snůšky během sezóny se ale projevuje pouze u ptačích druhů temperátního pásma. To může být vysvětleno skutečností, že jedinci v tropech prodlužují dobu, než znovu zahrázdí. Doplňují tak tělní zásoby a nemusí snižovat náklady na další snůšku (Young 1994). Šetření náklady se ale může vztahovat i na období mezi dvěma sezónami, tzv. mezisezónní. Migrující temperátní ptáci mohou tím, že sníží reprodukční úsilí na konci sezóny, uspořit energii na přepelichání. Tropičtí ptáci nemigrují, takže na konci sezóny nemusí snižovat energii vkládanou do snůšky (Hussell 1972, Young 1994).

4. 2. Velikost snůšky a jejich počet

Předpokládá se, že v tropech je hnízdní predace vyšší (Skutch 1949). Čím je vyšší predace hnízd, tím více snůšek ptáci během sezóny mají a rovněž interval mezi hnízděním je kratší. Kvůli trade-off mezi investicí energie do počtu snůšek nebo do velikosti snůšky, jsou ale snůšky menší (Slagsvold 1982, Møller 1984, Martin 1995). Ukazuje se ovšem, že rozdíl v počtu snůšek se mezi severními a jižními oblastmi nemusí lišit. Změna ve velikosti snůšky se změnou zeměpisné šířky, pak nemůže být vysvětlována jiným počtem snůšek za rok, ale spíše větší potravní limitací v tropech a menší mortalitou dospělých jedinců (Martin 1996). Vliv predace se potvrdil např. u vysokohorských pěnkavovitých ptáků, kteří mají méně snůšek, díky snížené hnízdní predaci (Badyaev 1997).

4. 3. Velikost snůšky a velikost vajíček

Očekávaný trade-off mezi velikostí vajíček a velikostí snůšky, tj. čím větší snůška, tím menší vajíčka (Smith a Fretwell 1974), se potvrdil jen u některých druhů ptáků (Martin et al. 2006). Zvětšená hnízdní predace v tropech je dávana do souvislosti se zmenšenou investicí do reprodukce, což se odrazí ve velikosti snůšky. Efekt predace na velikost vajec je ale méně zřejmý. Zvýšená míra predace může působit přímo na zmenšenou investici do rozmnožování přes zmenšenou velikost vajec, ale může působit také nepřímo na zvětšování vajec, které je spojeno se zmenšováním snůšky. Zmenšení snůšky totiž vyjadřuje podstatnější snížení energetických nákladů - vajec méně vytvořených, zahříváných a méně mlád'at na krmení, než zmenšení velikosti vajec. Přímé a nepřímé vlivy proto komplikují odhalení efektu predace na

velikost vajec (Martin 1995, Martin et al. 2006). Vliv na velikost vajec má například i zahřívání vajec rodiči, pokud inkubují oba rodiče, vajíčka jsou větší (Martin et al. 2006).

4. 4. Velikost snůšky a délka přežívání jedinců

S velikostí snůšky také souvisí přežívání jedinců. Jde o trade-off mezi investicí zdrojů a energie do reprodukce nebo do vlastního růstu a přežívání. Čím větší jsou snůšky, tím kratší je délka života (Ghalambor a Martin 2001). Protože se zvyšující se zeměpisnou šířkou velikost snůšky roste, doba přežívání se bude zkracovat a naopak v tropech bude trvání života delší. Existují doklady, že snůška je menší a doba přežívání delší jak v tropech, tak i na jižní polokouli v porovnání se severní (Martin 1996, Ghalambor a Martin 2001, Peach et al. 2001). V tropech je nižší sezónnost, nepřítomnost období s nízkými teplotami a omezenou nabídkou potravy. S tím související početnost populací blízká nosné kapacitě prostředí a malé snůšky jsou další z argumentů pro delší přežívání jednotlivců v tropech (Cody 1966, Pianka 1970, Ricklefs 1980, Martin 1996).

Zatímco přežívání ptáků v mírném pásu limituje dostupnost potravy a nízké teploty během zimy, přežívání afrických ptáků, např. zrnožravých, omezuje vliv proměnlivých a nepředpověditelných srážek na dostupnost zrn (Peach et al. 2001). V tropech se také může projevat menší investice do reprodukce, pokud bude nabídka potravních zdrojů výrazně kolísat a měnit se nepravidelně meziročně. Díky sníženým výdajům do reprodukce jedinci budou mít delší život a šanci rozmnožovat se v obdobích dostatečné potravní nabídky (Martin 1996).

4. 5. Velikost vrhu u savců

Průměrná velikost vrhu stoupá s rostoucí latitudou (Lord 1960, Cockburn et al. 1983). Jedinci ve vyšších zeměpisných šířkách trpí v zimě zvýšenou úmrtností, kvůli vyrovnání ztrát proto budou mít zvětšenou plodnost. Zároveň je zde kratší reprodukční sezóna, která omezuje možnost vykompenzovat ztráty znásobením počtu vrhů, zvyšují tedy jejich velikost. Směrem k jihu jsou zimy mírnější, úmrtnost během zimy menší, početnost populací na jaře tudíž větší a jedinci mají vrhy menší (Lord 1960).

Zvyšování velikosti vrhu ovšem platí pouze pro nehibernující malé savce, kteří jsou kořistí predátorů (lišek, lasiček, kočkovitých apod.). Hibernující savci a savci tvořící si nory se

vyhnu drsným zimním podmínkám, mají menší úmrtnost, na jaře vysokou populační hustotu a malé vrhy (Lord 1960). Stejně tak predátoři žádný trend v souvislosti s velikostí vrhu a zeměpisnou šířkou nevykazují (Lord 1960).

Hypotézu, kterou Lack vymyslel pro ptáky, o důležitosti délky dne pro sběr potravy, nelze pro savce uplatnit. Mnoho savců hledá potravu v noci a navíc hypotéza nevysvětluje, proč by trend neplatil pro predátory a nehibernující savce (Lord 1960).

Maximální počet mlád'at ve vrhu může být určen počtem struků matky, což je dáno geneticky, např. u vakomyši (*Antechinus*). Mají tedy pouze tolik mlád'at, kolik jsou schopny uživit. Počet struků je malý v nízkých zeměpisných šířkách a na pobřeží, velký ve vysokých nadmořských výškách a ve vnitrozemí (Cockburn et al. 1983). Změna ve velikosti vrhu se nedá interpretovat pomocí hypotézy o predaci (Skutch 1949), protože míra predace se v dané oblasti výskytu vakomyši nemění, a souvislost mezi úmrtností dospělců a velikostí vrhu je také neurčitá (Cockburn et al. 1983). Gradient změny velikosti vrhu tak nejlépe vysvětluje Ashmolova hypotéza o sezónnosti potravy a mortalitě jedinců během nereprodukčního období (Ricklefs 1980). Početnost populací u vakomyši je totiž výsledkem dostupnosti jejich potravy (členovců) během nereprodukčního období. V nesezónním prostředí tropů a pobřeží mají vrhy malé, naopak v sezónním prostředí vysokých nadmořských výšek a vnitrozemí mají vrhy velké (Cockburn et al. 1983).

5. Velikost snůšky, velikost vajíček, počet snůšek, délka života jedince a geografické rozšíření u ektotermů

5. 1. Velikost snůšky, velikost vajíček a počet snůšek

Plazi

Velikost snůšky je u plazů menší v tropech než v mírném pásu, nebo-li roste se zvyšující se zeměpisnou šířkou (Tinkle et al. 1970, Andrews a Rand 1974, James a Shine 1988, Wapstra a Swain 2001). Pro želvy platí pouze u druhů z tropických oblastí, temperátní želvy mají velmi konzervativní reprodukční strategii a geografická změna ve velikosti jejich snůšky souvisí výlučně s velikostí těla samice (Iverson et al. 1997).

Hypotéz, jež vysvětlují trend větších snůšek ve vyšších latitudách, je několik:

Sezónnost

V nesezónním prostředí tropů jsou snůšky menší, vajíčka větší a počet snůšek je zvětšen.

Naopak v sezónním prostředí mírného pásu (a i v sezónních tropických oblastech) jsou snůšky větší, vajíčka menší a počet snůšek zmenšen (Tinkle et al. 1970, Andrews a Rand 1974).

V nesezónním prostředí tropických oblastí se jeví výhodné mít málo velkých vajíček (velkých potomků), protože je zde větší kompetice mezi mláďaty a dospělými jedinci a míra predace je zesílena u nově vylíhlých plazů. Rovněž energeticky je prospěšnější mít více menších snůšek, jelikož pohyblivost u samic stromových plazů pokud mají menší snůšku není tak snížena (Inger a Greenberg 1966, Tinkle et al. 1970, Andrews a Rand 1974).

Velikost těla samice

Velikost snůšky a velikost vajec u plazů pozitivně závisí na velikosti těla samice (Tinkle et al. 1970, Ballinger 1979, James a Shine 1988, Forsman a Shine 1995, Iverson et al. 1997, Wapstra a Swain 2001, Radder 2006). Pokud se proto např. s rostoucí nadmořskou výškou zvětšuje tělo samice, zvětšuje se i velikost snůšky, a změna v dostupnosti potravy meziročně nemusí hrát žádnou roli (Ballinger 1979).

Ve vyšších zeměpisných šířkách jsou snůšky větší a vajíčka menší (Tinkle et al. 1970, Sinervo 1990) ale tento trade-off nemusí platit vždy (Forsman a Shine 1995, Iverson et al. 1997, Wapstra a Swain 2001, Radder 2006). Vajíčka, stejně jako snůšky, mohou být ve vyšších latitudách větší, protože samice mají větší tělo a nemusí se zvyšováním počtu vajíček snižovat jejich velikost (Forsman a Shine 1995). Velikost těla, potažmo tvar, určuje i velikost abdominální prostoru, který fyzicky limituje velikost snůšky (Shine 1992). Velikost snůšky může být tedy omezena pouze velikostí těla, která se mění v jednotlivých populacích, ať už z důvodu rozdílných geneticky fixovaných adaptací na různé podmínky prostředí nebo díky fenotypové plasticitě reagující na odlišné teploty (Adolph a Porter 1993, 1996).

Historické rozšíření taxonů

Velikost snůšky se může měnit mezi mírným pásem a tropy i když velikost těla samice v těchto dvou oblastech bude stejná. U australských scinků je nižší snůška v tropech způsobena tím, že rody s relativně velkou plodností jsou více rozšířené v mírném pásu než v tropickém, velikost snůšky u druhů stejného rodu je stejná v tropech i v mírném pásu (James a Shine 1988).

S rostoucí **nadmořskou výškou** velikost snůšky klesá a velikost potomků naopak roste (Rohr 1997). Limitace potravou ve vysokohorském prostředí je pravděpodobně důležitý, ale ne hlavní faktor ovlivňující velikost snůšky. Mohou to být teplotní podmínky, které vedou k rozdílům v množství času, který je k dispozici ke sbírání a využití potravních zdrojů. V horách zažívají jedinci delší období neaktivity během zimy a celkově méně hodin (dnů), kdy mohou dosáhnout a udržet vhodnou tělesnou teplotu. To následně omezuje dobu, po kterou mohou sbírat potravu a trávit, množství energie dostupné pro rozmnožování je nižší, což má za následek menší snůšky. Velikost snůšky v horách nezávisí na velikosti těla samice (Rohr 1997).

Obojživelníci

U obojživelníků dochází k zvětšování velikosti snůšky absolutně s rostoucí zeměpisnou šířkou i nadmořskou výškou, ale snůška je menší vzhledem k velikosti těla (Morrison a Hero 2003). Velikost snůšky je svázaná s velikostí těla samice (Kuramoto 1978) a protože samice v chladnějších oblastech dosahují větší velikosti těla (Pettus a Angleton 1967, Ashton 2002b), produkují tak větší snůšky, tj. více vajíček (Kuramoto 1978) nebo/a vajíčka větší velikosti (Pettus a Angleton 1967, Berven 1982, Berven a Gill 1983, Howard a Wallace 1985).

I když jsou ve vysokých nadmořských výškách samice větší, jejich snůška může být menší a vajíčka větší (Berven 1982). Pravděpodobně je to výsledek trade-off mezi velikostí snůšky (plodností) a velikostí vajec, kdy samice zmenšují investici do své plodnosti a vkládají více energie do jednotlivých potomků (větších vajec), kteří tak mají vyšší naději na přežití (Morrison a Hero 2003).

Počet snůšek za rok u obojživelníků klesá s rostoucí zeměpisnou šířkou i nadmořskou výškou (Morrison a Hero 2003). Je to dáno nižšími teplotami ve vyšších latitudách a v horách, které omezují čas dostupný pro opatření a nahromadění energie, tudíž celková sezóna aktivity a rozmnožování je kratší (Howard a Wallace 1985, Hemelaar 1988). Díky vysokým energetickým nákladům na vývoj a produkci vajíček se většina obojživelníků v mírném pásu rozmnožuje jen jednou ročně (Morrison a Hero 2003).

Ryby

Velikost snůšky u ryb roste se zvyšující se zeměpisnou šířkou, naopak velikost vajíček klesá (Beacham 1982, Fleming a Gross 1990, Beacham a Murray 1992, Vila-Gispert et al. 2003). Velikost snůšky u ryb může záviset na velikosti těla samice. V chladnějších oblastech (vyšších latitudách) jedinci dospívají později, mají větší velikost (L'Abée-Lund et al. 1989) a

větší snůšky (Beacham 1982). Ve vyšším věku mají samice zvýšenou plodnost, ale mohou díky tomu vložit pouze omezené množství energie do velikosti vajíček a velikost vajíček je tak menší (Beacham a Murray 1992).

Prvotní příčinou vztahu mezi velikostí snůšky a zeměpisnou šířkou může být lokální selekce na velikost vajec (potomků). Proto pokud bude selekce v daném prostředí působit spíše ve prospěch potomků větších, bude velikost snůšky menší a naopak (Smith a Fretwell 1974). Nižší míra predace a kompetice mezi potomky ve vyšších latitudách (Pianka 1970) může vést k menší výhodnosti velkých vajíček (Fleming a Gross 1990). Podobně závislost teploty, při které je vajíčko inkubováno, na účinnost přeměny žloutku v tělní tkáň, může být nejjednodušším vysvětlením odlišné velikosti vajíček v různých zeměpisných šířkách, potažmo teplotách. Jelikož účinnost přeměny při vyšších teplotách klesá, jsou v teplejších oblastech preferována velká vajíčka (Beacham a Murray 1987, Fleming a Gross 1990). Velikost vajíček se zdá být relativně stálá v daném prostředí, kdežto počet vajíček se mění v závislosti na celkovém množství energie, které je k dispozici (Fleming a Gross 1990). Velikost snůšky může být tím pádem jednoduše následkem negativního vztahu mezi zeměpisnou šířkou a velikostí vajíčka, kdy následně dochází k trade-off mezi velikostí snůšky a velikostí vajíčka (Fleming a Gross 1990).

5. 1. 1. Velikost potomků

Studie zabývající se velikostí potomků u plazů dávají protichůdné výsledky, kdy velikost vajíček a potomků se s rostoucí zeměpisnou šířkou zmenšuje (Sinervo 1990, Radder 2006) nebo naopak zvětšuje (Adolph a Porter 1993, Forsman a Shine 1995, Wapstra a Swain 2001).

Velikost vajíček určuje velikost těla potomků a velikost těla je důležitá jako faktor určující např. přežívání, vyhnutí se predaci nebo sociální postavení jedinců (Forsman a Shine 1995). Všechny tyto znaky mohou být pod silným působením selekce v určitém prostředí a potomci při narození budou větší. Větší míra predace v nižších latitudách (Pianka 1970) může zapříčinit, že rodičovská investice do jednotlivých potomků bude výraznější a potomci budou při vylíhnutí větší (Sinervo 1990). Selekcce na větší velikost potomků se ve vyšších latitudách nemusí projevovat, protože míra predace a kompetice je zde zeslabena. Naopak menší velikost potomků bude přínosem, protože menší vajíčka mají rychlejší inkubaci a potomci se vylíhnou dříve. To může být důležitá výhoda ve zkrácené vegetační sezóně chladnějšího klimatu (Sinervo 1990).

Z důvodů nízkých teplot ve vyšších zeměpisných šířkách a výškách může být ale naopak tlak na větší velikost potomků. Vegetační sezóna je kratší a proto doba pro hledání

potravy a ukládání energie před zimou je daleko více omezená než v teplejších podmínkách. V chladných oblastech se navíc potomci líhnou později (Wapstra et al. 2001), což ještě více zkracuje potenciální období aktivity před zimní neaktivitou a posiluje výhodnost velkého těla při vylíhnutí. Ve vyšších latitudách a altitudách tedy jsou potomci větší (Adolph a Porter 1993, Forsman a Shine 1995, Wapstra a Swain 2001).

5. 2. Délka života

Plazi

Délka života u plazů se prodlužuje s rostoucí zeměpisnou šířkou, čili klesající teplotou (Adolph a Porter 1993, Wapstra et al. 2001). Vezmeme-li v úvahu, že přežívání je závislé na míře predace, jednotlivci z chladnějších oblastí jsou vystaveni menší pravděpodobnosti predace, protože jsou aktivní po kratší dobu v průběhu dne i celoročně. Navíc mají odloženou dobu první reprodukce, a s tím souvisí oddálení zvýšeného rizika predace, které zažívají rozmnožující se samice (Adolph a Porter 1993, Wapstra et al. 2001). Délka přežívání je rovněž delší ve vyšších nadmořských výškách (Ballinger 1979). Zvýšenou úmrtnost v nížinách, kde klima není tak drsné a extrémní jako v horách, pravděpodobně způsobuje zvýšená predace, spíše než abiotické podmínky (Ballinger 1979).

Ryby

Se zvyšující se zeměpisnou šířkou roste délka života i u ryb (L'Abée-Lund et al. 1989, Jonsson a L'Abée-Lund 1993). Souvisí to pravděpodobně s teplotou okolního prostředí, kdy ve vyšších latitudách je teplota nižší, rychlost metabolismu a růst je zpomalen a životní cyklus prodloužen. Naopak zrychlení fyziologických procesů v teplejších vodách zkracuje délku života (L'Abée-Lund et al. 1989, Jonsson a L'Abée-Lund 1993). Prodloužení délky života ve vyšších zeměpisných šířkách může být také následek poklesu úmrtnosti mláďat a dospělců (Heibo et al. 2005).

Závěr

Obecně nejvíce prozkoumanými skupinami u obratlovců jsou ptáci a plazi a snad nejvíce literatury v oblasti životních strategií se týká velikosti snůšky u ptáků. Skutečnost, že ptačí a plazí druhy jsou nepoměrně více studované než ostatní, je u nich bezpochyby dána snadným měřením znaků jejich životních strategií. Spočítat množství vajíček ve snůšce, zvážit velikost vajec nebo potomstva u nich nepředstavuje problém. Poměrně dobře je popsán také vztah mezi velikostí těla a zeměpisnou šířkou, což je pravděpodobně dáno tím, že Bergmannovo pravidlo je známé už přes 150 let. Vztah mezi životními strategiemi a zeměpisnou šířkou je celkem dobře prozkoumán. Ovšem vůbec to neplatí o tom, co doposud víme o vztahu životních strategií a nadmořské výšce. Počet studií, které se tímto problémem zabývají, je malý, výsledky jsou protichůdné a častokrát autoři jen předpokládají možnou podobnost se zeměpisnou šířkou, která se v budoucnu může ukázat jako mylná.

Trend rostoucí velikosti těla se zvyšující se zeměpisnou šířkou, tzv. Bergmannovo pravidlo převládá u většiny endotermů. Je vysvětlované hypotézou o udržování stálé tělesné teploty, odolností větších jedinců proti hladovění, potravní nabídce nebo kompetičními vztahy. Skupiny, které Bergmannovo pravidlo nepotvrzují, se dokážou úspěšně vyhnout nepříznivým sezónním podmínkám, ať už teplotním či potravním, tím, že hibernují nebo si vyhrabávají nory. U ektotermů Bergmannovo pravidlo platí především pro ryby, obojživelníky a želvy. U plazů platí vztah opačný, kdy v chladnějším suchozemském prostředí je malé tělo výhodné, protože se rychleji ohřeje. Hlavní roli při objasňování Bergmannova pravidla hraje u ektotermů teplota prostředí. Myslím si, že rozdíl mezi rybami a plazy může být dán např. rozdílnými teplotními podmínkami na souši a ve vodě. Na souši je často rozdíl mezi denní a noční teplotou dramatický, a je výhodné, pokud je jedinec malý a dokáže se rychle ohřát. Naproti tomu ve vodě tak velké výkyvy teplot během dne nebo roku nejsou.

S velikostí těla rovněž roste velikost areálů, díky větší spotřebě potravy u velkých zvířat a nutnosti mít větší teritorium, potažmo areál. Poměrně logický se v této souvislosti jeví fakt, který ale není moc často brán autory v potaz, že Rapoportovo pravidlo je pouze nutným vedlejším efektem Bergmannova pravidla. Rapoportovo pravidlo je poměrně hojně vysvětlováno klimatickou variabilitou prostředí, kdy ve vyšších latitudách žijí generalisté s většími areály. Platnost Rapoportova pravidla je spíše u skupin obratlovců severní

polokoule. To může být nicméně díky skutečnosti, že velikost a celosvětové rozložení pevnin ovlivňuje velikost areálů a platnost pravidel. Když ve vyšších zeměpisných šířkách jižní polokoule je pevniny pouze málo, nemohou zde být velké areály. Nemělo by to tedy být interpretováno tak, že zde Rapoportovo pravidlo neplatí, spíše se nemůže projevit.

Věk dospívání u endotermů se snižuje s rostoucí mortalitou jedinců v populaci a stoupá s rostoucí sezónností ve vyšších latitudách. Věk i velikost v době prvního rozmnožování u ektotermů roste s rostoucí zeměpisnou šířkou, protože jedinci trvá déle než dosáhne v chladnějším prostředí velikosti nutné k rozmnožování.

Velikost snůšky (vrhu) u endotermů roste se zvyšující se latitudou. Důvodem může být limitace potravou, sezónnost prostředí, mortalita jedinců nebo míra hnízdní predace. U temperátních ptáků dochází během sezóny ke snížení nákladů na velikost snůšky a tedy jejímu zmenšení. Podobně u ektotermů velikost snůšky roste se zvyšující se latitudou, ale klesá s rostoucí altitudou. Velikost snůšky je u ektotermů závislá na sezónnosti prostředí, velikosti těla samice a době, po kterou mohou být aktivní, jež je určena teplotou a celkovým klimatem.

U ektotermů velikost vajíček s rostoucí zeměpisnou šířkou klesá, stejně jako klesá počet snůšek. Velikost vajíček se mění v důsledku trade-off mezi počtem a velikostí vajíček ve snůšce, ale může být také dána lokální selekcí na velikost vajíček a teplotou prostředí. U endotermů trend mezi počtem snůšek nebo velikostí vajíček a zeměpisnou šířkou není zcela jasný.

Délka života roste u endotermů, podle předpokladu teorie trade-off o alokaci energie, se zmenšující se velikostí snůšky a tedy klesající latitudou. Naopak délka života u ektotermů roste se zvyšující se latitudou. Roli u nich hraje doba, po kterou mohou být jedinci aktivní, riziko predace a teplota okolního prostředí.

Lze tedy shrnout, že u endotermů i ektotermů jsou odlišné životní strategie a jejich geografické rozšíření závislé hlavně na sezónnosti prostředí, nabídce potravních zdrojů, míře predace a mortalitě jedinců. Není nijak překvapující, že zásadní roli u ektotermů hraje teplota okolního prostředí, která ovlivňuje mimo jiné časové období, po které mohou být jedinci aktivní. Vliv teploty je patrně hlavním důvodem, proč se vztah délky života a zeměpisné šířky mezi endotermami a ektotermami liší, i když velikost snůšky u obou skupin s rostoucí latitudou stoupá. Tím, že ektotermové v chladnějším prostředí jsou aktivní po kratší dobu, jsou vystaveni menší pravděpodobnosti predace a doba jejich první reprodukce je oddálena. Všechny uvedené faktory přispívají k tomu, že mají prodloužen životní cyklus a žijí déle, než by odpovídalo předpokladům hypotézy o trade-off mezi velikostí snůšky a délkou života jednotlivce.

Seznam literatury:

* sekundárně citovaná literatura

- Adolph S. C. a Porter W. P.** (1993): Temperature, activity, and lizard life histories. *American Naturalist* 142: 273 – 295
- Adolph S. C. a Porter W. P.** (1996): Growth, seasonality, and lizard life histories: age and size at maturity. *Oikos* 77: 267 – 278
- Andrews R. M. a Rand A. S.** (1974): Reproductive effort in anoline lizards. *Ecology* 55: 1317 – 1327
- Angilletta M. J., Niewiarowski P. H., Dunham A. E., Leaché A. D. a Porter W. P.** (2004): Bergmann's clines in ectotherms: illustrating a life-history perspective with sceloporine lizards. *American Naturalist* 164: 168 – 183
- Ashton K. G.** (2002a): Patterns of within-species body size variation of birds: strong evidence for Bergmann's rule. *Global Ecology & Biogeography* 11: 505 – 523
- Ashton K. G.** (2002b): Do amphibians follow Bergmann's rule? *Canadian Journal of Zoology* 80: 708 – 716
- Ashton K. G. a Feldman Ch.** (2003): Bergmann's rule in nonavian reptiles: turtles follow it, lizards and snakes reverse it. *Evolution* 57: 1151 – 1163
- Ashton K. G., Tracy M. C. a de Queiroz A.** (2000): Is Bergmann's rule valid for mammals? *American Naturalist* 156: 390 – 415
- Averill Ch. K.** (1933): Geographical distribution in relation to number of eggs. *Condor* 35: 93 – 97
- Badyaev A. V.** (1997): Avian life history variation along altitudinal gradients: an example with cardueline finches. *Oecologia* 111: 365 – 374
- Ballinger R. E.** (1979): Intraspecific variation in the demography and life history of the lizard, *Sceloporus jarrovi*, along an altitudinal gradient in southeastern Arizona. *Ecology* 60: 901 – 909
- Beacham T. D.** (1982): Fecundity of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) and chum salmon (*O. keta*) in the northeast Pacific Ocean. *Canadian Journal of Zoology* 60: 1463 – 1469
- Beacham T. D. a Murray C. B.** (1987): Adaptive variation in body size, age, morphology, egg size, and developmental biology of chum salmon (*Oncorhynchus keta*) in British Columbia. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 44: 244 – 261
- Beacham T. D. a Murray C. B.** (1992): Fecundity and egg size variation in North American Pacific salmon (*Oncorhynchus*). *Journal of Fish Biology* 42: 485 – 508
- Bergmann C.** (1847): Über die Verhältnisse der Wärmeökonomie Thiere zu ihrer Grosse. *Göttinger Studien* 1: 595 – 708 *
- Berven K. A.** (1982): The genetic basis of altitudinal variation in the wood frog *Rana sylvatica* I. An experimental analysis of life history traits. *Evolution* 36: 962 – 983
- Berven K. A. a Gill D. E.** (1983): Interpreting geographic variation in life-history traits. *American Zoologist* 23: 85 – 97
- Bielby J., Mace G. M., Bininda-Emonds O. R. P., Cardillo M., Gittleman J. L., Jones K. E., Orme C. D. L. a Purvis A.** (2007): The fast-slow continuum in mammalian life history: an empirical reevaluation. *American Naturalist* 169: 748 – 757
- Blackburn T. M. a Gaston K. J.** (1996a): Spatial patterns in the body sizes of bird species in the New World. *Oikos* 77: 436 – 446
- Blackburn T. M. a Gaston K. J.** (1996b): Spatial patterns in the geographic range sizes of bird species in the New World. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 351: 897 – 912
- Blackburn T. M., Gaston K. J. a Loder N.** (1999): Geographic gradients in body size: a clarification of Bergmann's rule. *Diversity and Distributions* 5: 165 – 174
- Brown J. H.** (1984): On the relationship between abundance and distribution of species. *American Naturalist* 124: 255 – 279
- Brown J. H. a Lee A. K.** (1969): Bergmann's rule and climatic adaptation in woodrats (*Neotoma*). *Evolution* 23: 329 – 338

- Brown J. H. a Maurer B. A.** (1989): Macroecology: the division of food and space among species on continents. *Science* 243: 1145 – 1150
- Brown J. H., Mehlman D. W. a Stevens G. C.** (1995): Spatial variation in abundance. *Ecology* 76: 2028 – 2043
- Brown J. H., Stevens G. C. a Kaufman D. M.** (1996): The geographic range: size, shape, boundaries, and internal structure. *Annual Review of Ecology and Systematics* 27: 597 – 623
- Cardillo M.** (2002): The life-histories basis of latitudinal diversity gradients: how do species traits vary from the poles to the equator? *Journal of Animal Ecology* 71: 79 – 87
- Caughley G., Grice D., Barker R. a Brown B.** (1988): The edge of the range. *Animal Ecology* 57: 771 – 785
- Cockburn A., Lee A. K. a Martin R. W.** (1983): Macrogeographic variation in litter size in *Antechinus* (Marsupialia: Dasyuridae). *Evolution* 37: 86 – 95
- Cody M. L.** (1966): A general theory of clutch size. *Evolution* 20: 174 – 184
- Cole L. C.** (1954): The population consequences of life history phenomena. *The Quarterly Review of Biology* 29: 103 – 137
- Erlinge S.** (1987): Why do European stoats *Mustela erminea* not follow Bergmann's rule? *Holarctic Ecology* 10: 33 – 39
- Evans K. L., Duncan R. P., Blackburn T. M. a Crick H. Q. P.** (2005): Investigating geographic variation in clutch size using natural experiment. *Functional Ecology* 19: 616 – 624
- Fenchel T.** (1974): Intrinsic rate of natural increase: the relationship with body size. *Oecologia* 14: 317 – 326
- Ferguson S. H. a McLoughlin P. D.** (2000): Effect of energy availability, seasonality, and geographic range on brown bear life history. *Ecography* 23: 193 – 200
- Fleming I. A. a Gross M. R.** (1990): Latitudinal clines: a trade-off between egg number and size in pacific salmon. *Ecology* 71: 1 – 11
- Forsman A. 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
- Freckleton R. P., Harvey P. H. a Pagel M.** (2003): Bergmann's rule and body size in mammals. *American Naturalist* 161: 821 – 825
- Gaston K. J.** (1990): Patterns in the geographical ranges of species. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* 65: 105 – 129
- Gaston K. J.** (1991): How large is a species' geographic range? *Oikos* 61: 434 – 438
- Gaston K. J.** (1999): Why Rapoport's rule does not generalise. *Oikos* 84: 309 – 312
- Gaston K. J. a Blackburn T. M.** (1996a): Range size-body size relationships: evidence of scale dependence. *Oikos* 75: 479 – 485
- Gaston K. J. a Blackburn T. M.** (1996b): Conservation implications of geographic range size-body size relationships. *Conservation biology* 10: 638 – 646
- Gaston K. J. a Blackburn T. M.** (1996c): Global scale macroecology: interactions between population size, geographic range size and body size in the Anseriformes. *Journal of Animal Ecology* 65: 701 – 714
- Gaston K. J., Blackburn T. M., Spicer J. I.** (1998): Rapoport's rule: time for epitaph? *Trends in Ecology & Evolution* 13: 70 – 74
- Ghalambor C. K. a Martin T. E.** (2001): Fecundity-survival trade-offs and parental risk-taking in birds. *Science* 292: 494 – 497
- Griffiths D.** (2006): Pattern a process in the ecological biogeography of European freshwater fish. *Journal of Animal Ecology* 75: 734 – 751
- Heibo E., Magnhagen C. a Vøllestad L. A.** (2005): Latitudinal variation in life-history traits in Eurasian perch. *Ecology* 86: 3377 – 3386
- Hemelaar A.** (1988): Age, growth and other population characteristics of *Bufo bufo* from different latitudes and altitudes. *Journal of Herpetology* 22: 369 – 388
- Howard J. H. a Wallace R. L.** (1985): Life history characteristics of populations of the long-toed salamander (*Ambystoma macrodactylum*) from different altitudes. *American Midland Naturalist* 113: 361 – 373

- Hussell D. J. T.** (1972): Factors affecting clutch size in arctic passerines. *Ecological Monographs* 42: 317 – 364
- Charnov E. L. a Krebs J. R.** (1974): On clutch-size and fitness. *Ibis* 116: 217 – 219 *
- Charnov E. L. a Schaffer W. L.** (1973): Life-history consequences of natural selection: Cole's result revisited. *American Naturalist* 107: 791 – 793
- Inger R. F. a Greenberg B.** (1966): Annual reproductive patterns of lizards from a Bornean rain forest. *Ecology* 47:1007 – 1027
- Iverson J. B., Higgins H., Sirulnik A., Griffiths Ch.** (1996): Local and geographic variation in the reproductive biology of the snapping turtle (*Chelydra serpentina*). *Herpetologica* 53: 96 – 117
- James F. C.** (1970): Geographic size variation in birds and its relationship to climate. *Ecology* 51: 365 – 390
- James C. a Shine R.** (1988): Life-history strategies of Australian lizards: a comparison between the tropics and the temperate zone. *Oecologia* 75: 307 – 316
- Jonsson B. a L'Abée Lund J. H.** (1993): Latitudinal clines in life-history variables of anadromous brown trout in Europe. *Journal of Fish Biology* 43: 1 – 16
- Kraus C., Thomson D. L., Künkele J. a Trillimch F.** (2005): Living slow and dying young? Life-history strategy and age-specific survival rates in a precocial small mammal. *Journal of Animal Ecology* 74: 171 – 180
- Koenig W. D.** (1984): Geographic variation in clutch size in the Northern Flicker (*Colaptes auratus*): support for Ashmole's hypothesis. *The Auk* 101: 698 – 706
- Koenig W. D.** (1986): Geographical ecology of clutch size variation in North American woodpeckers. *Condor* 88: 499 – 504
- Krements D. G. a Handford P.** (1984): Does avian clutch size increase with altitude? *Oikos* 43: 256 – 259
- Kuramoto M.** (1978): Correlations of quantitative parameters of fecundity in amphibians. *Evolution* 32: 287 – 296
- L'Abée-Lund, Jonsson B., Jensen A. J., Sættem L. M., Heggberget T. G., Johnsen B. O. a Næsje T. F.** (1989): Latitudinal variation in life-history characteristics of sea-run migrant brown trout *Salmo trutta*. *Journal of Animal Ecology* 58: 525 – 542
- L'Hyver M.-A. a Miller E. H.** (1991): Geographic and local variation in nesting phenology and clutch size of the Black Oystercatcher. *Condor* 93: 892 – 903
- Lack D.** (1947): The significance of clutch size. *Ibis* 89: 302 – 352 *
- Lessells C. M.** (1999): The evolution of life histories. In: **Krebs J. R. a Davies N. B.** (eds): Behavioral Ecology. *Blackwell Scientific Publications, Oxford*, 32 – 68
- Letcher A. J. a Harvey P. H.** (1994): Variation in geographical range size among mammals of the Palearctic. *American Naturalist* 144: 30 – 42
- Lindstedt S. L. a Boyce M. S.** (1985): Seasonality, fasting endurance, and body size in mammals. *American Naturalist* 125: 873 – 878
- Lindsey C. C.** (1966): Body size of poikilotherm vertebrates at different latitudes. *Evolution* 20: 456 – 465
- Litzgus J. D., DuRant S. E. a Mousseau T. A.** (2004): Clinal variation in body and cell size in a widely distributed vertebrate ectotherm. *Oecologia* 140: 551 – 558
- Lord R. D.** (1960): Litter size and latitude in North American mammals. *American Midland Naturalist* 64: 488 – 499
- Martin T. E.** (1995): Avian life history evolution in relation to nest sites, nest predation, and food. *Ecological Monographs* 65: 101 – 127
- Martin T. E.** (1996): Life history evolution in tropical and south temperate birds: What do we really know? *Journal of Avian Biology* 27: 263 – 272
- Martin T. E., Bassar R. D., Bassar S. K., Fontaine J. J., Lloyd P., Mathewson H. A., Niklison A. M. a Chalfoun A.** (2006): Life-history and ecological correlates of geographic variation in egg and clutch mass among passerine species. *Evolution* 60: 390 – 398
- Mayr E.** (1956): Geographical character gradients and climatic adaptation. *Evolution* 10: 105 – 108
- McNab B. K.** (1963): Bioenergetics and the determination of home range size. *American Naturalist* 97: 133 – 140

- McNab B. K.** (1971): On the ecological significance of Bergmann's rule. *Ecology* 52: 845 – 854
- Meiri S. a Dayan T.** (2003): On the validity of Bergmann's rule. *Journal of Biogeography* 30: 331 – 351
- Moreau R. E.** (1944): Clutch size: a comparative study, with reference to African birds. *Ibis* 86: 286 – 347 *
- Morrison C. a Hero J. – M.** (2003): Geographic variation in life-history characteristics of amphibians: a review. *Journal of Animal Ecology* 72: 270 – 279
- Mountford M. D.** (1973): The significance of clutch size. In: **Barlett M. S. a Hiorns R. W.** (eds): *The Mathematical Theory of the Dynamics of Biological Populations. Academic Press, New York* *
- Møller A. P.** (1984): Geographical trends in breeding parameters of Swallows *Hirundo rustica* and House Martins *Delichon urbica*. *Ornis Scandinavica* 15: 43 – 54
- Murphy G. I.** (1968): Pattern in life history and the environment. *American Naturalist* 102: 391 – 403
- Nevo E.** (1973): Adaptive variation in size of cricket frogs. *Ecology* 54: 1271 – 1281
- Oniki Y.** (1979): Is nesting success low in the tropics? *Biotropica* 11: 60 – 69
- Orme C. D. L., Davies R. G., Olson V. A., Thomas G. H., Ding T. S. a kol.** (2006): Global patterns of geographic range size in birds. *PLoS Biology* 4: 1276 – 1283
- Pagel M. D., May R. M. a Collie A. R.** (1991): Ecological aspects of the geographical distribution and diversity of mammalian species. *American Naturalist* 137: 791 – 815
- Patridge L. a Coyne J. A.** (1997): Bergmann's rule in ectotherms: is it adaptive? *Evolution* 51: 632 – 635
- Payne R. B.** (1976): The clutch size and numbers of eggs of Brown-headed Cowbirds: effects of latitude and breeding season. *Condor* 337 – 342
- Peach W. J., Hanmer D. B. a Oatley T. B.** (2001): Do southern African songbirds live longer than their European counterparts? *Oikos* 93: 235 – 249
- Pettus D. a Angleton G. M.** (1967): Comparative reproductive biology of montane and piedmont chorus frogs. *Evolution* 21: 500 – 507
- Pianka E. R.** (1970): On r- and K- Selection. *American Naturalist* 104: 592 – 597
- Pinkowski B. C.** (1977): Breeding adaptations in the Eastern Bluebird. *Condor* 79: 289 – 302
- Promislow D. E. L. a Harvey P. H.** (1990): Living fast and dying young: a comparative analysis of life-history variation among mammals. *Journal of Zoology* 220: 417 – 437
- Pyron M.** (1999): Relationships between geographical range size, body size, local abundance and habitat breadth in North American suckers and sunfishes. *Journal of Biogeography* 26: 549 – 558
- Radder R. S.** (2006): An overview of geographic variation in the life history traits of the tropical agamid lizard, *Calotes versicolor*. *Current Science* 91: 1354 – 1363
- Reif J., Hořák D., Sedláček O., Riegert J., Pešata M., Hrázský Z., Janeček Š. a Storch D.** (2006): Unusual abundance-range size relationship in an Afrotropical bird community: the effect of geographical isolation? *Journal of Biogeography* 33: 1959 – 1968
- Rensch B.** (1938): Some problems of geographical variation and species formation. *Proceedings of the Linnean Society of London* 150: 275 – 285 *
- Ricklefs R.** (1980): Geographical variation in clutch size among passerine birds: Ashmole's hypothesis. *The Auk* 97: 38 – 49
- Ricklefs R.** (2000a): Density dependence, evolutionary optimization, and the diversification of avian life histories. *Condor* 102: 9 – 22
- Ricklefs R.** (2000b): Lack, Skutch, and Moreau: The early development of life-history thinking. *Condor* 102: 3 – 8
- Rohde K.** (1996): Rapoport's Rule is a local phenomenon and cannot explain latitudinal gradients in species diversity. *Biodiversity Letters* 3: 10 – 13
- Rohr D. H.** (1997): Demographic and life-history variation in two proximate populations of a viviparous skink separated by a steep altitudinal gradient. *Journal of Animal Ecology* 66: 567 – 578
- Ruggiero A.** (2001): Size and shape of the geographical ranges of Andean passerine birds: spatial patterns in environmental resistance and anisotropy. *Journal of Biogeography* 28: 1281 – 1294

- Sand H., Cederlund G. a Danell** (1995): Geographical and latitudinal variation in growth patterns and adult body size of Swedish moose (*Alces alces*). *Oecologia* 102: 433 – 442
- Shine R.** (1992): Relative clutch mass and body shape in lizards and snakes: is reproductive investment constrained or optimized? *Evolution* 46: 828 – 833
- Scholander P. F.** (1955): Evolution of climatic adaptation in homeotherms. *Evolution* 9: 15 – 26
- 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
- Skutch A. F.** (1949): Do tropical birds as many young as they can nourish? *Ibis* 91: 430 – 458
- Slagsvold T.** (1982): Clutch size variation in passerine birds: the nest predation hypothesis. *Oecologia* 54: 159 – 169
- Smith F. D. M., May R. M. a Harvey P. H.** (1994): Geographical ranges of Australian mammals. *Journal of Animal Ecology* 63: 441 – 450
- Smith Ch. C. a Fretwell S. D.** (1974): The optimal balance between size and number of offspring. *American Naturalist* 108: 499 – 506
- Stearns S. C.** (1976): Life-history tactics: a review of the ideas. *The Quarterly Review of Biology* 51: 3 – 47
- Studel K., Porter W. P. a Sher D.** (1994): The biophysics of Bergmann's rule: a comparison of the effects of pelage and body size variation on metabolic rate. *Canadian Journal of Zoology* 72: 70 – 77
- Stevens G. C.** (1989): The latitudinal gradient in geographical range: how so many species coexist in the tropics. *American Naturalist* 133: 240 – 256
- Stevens G. C.** (1992): The elevation gradient in altitudinal range: and extension of Rapoport's latitudinal rule to altitude. *American Naturalist* 140: 893 – 911
- Stevens G. C.** (1996): Extending Rapoport's rule to Pacific marine fishes. *Journal of Biogeography* 23: 149 – 154
- Stevenson R. D.** (1985): Body size and limits to the daily range of body temperature in terrestrial ectotherms. *American Naturalist* 125: 102 – 117
- Taylor C. M. a Gotelli N. J.** (1994): The macroecology of Cyprinella: correlates of Phylogeny, body size and geographical range. *American Naturalist* 144: 549 – 569
- Terborgh J. a Weske J. S.** (1975): The role of competition in the distribution of Andean birds. *Ecology* 56: 562 – 576
- Tinkle D. W., Wilbur H. M. a Tilley S. G.** (1970): Evolutionary strategies in lizard reproduction. *Evolution* 24: 55 – 74
- Van Voorhies W. A.** (1996): Bergmann size clines: a simple explanation for their occurrence in ectotherms. *Evolution* 50: 1259 – 1264
- Vila-Gispert A., Moreno-Amich R. a García-Berthou E.** (2002): Gradients of life-history variation: intercontinental comparison of fishes. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 12: 417 – 427
- Wapstra E. a Swain R.** (2001): Geographic and annual variation in life-history traits in a temperate zone of Australian skink. *Journal of Herpetology* 35: 194 – 203
- Wapstra E., Swain R. a O'Reilly J. M.** (2001): Geographic variation in age and size at maturity in a small Australian viviparous skink. *Copeia* 3: 646 – 655
- Winemiller K. O. a Rose K. A.** (1992): Patterns of life-history diversification in North American fishes: implications for population regulation. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 49: 2196 – 2218
- Young B. E.** (1994): Geographic and seasonal patterns of clutch-size variation in house wrens. *The Auk* 111: 545 – 555