

UNIVERZITA KARLOVA V PRAZE  
PŘÍRODOVĚDECKÁ FAKULTA  
KATEDRA EKOLOGIE



**REPRODUKČNÍ STRATEGIE GEKONŮ:  
ROLE MAKROEVOLUČNÍCH NOVINEK I FENOTYPOVÉ  
PLASTICITY**

Disertační práce

**Lukáš Kubička**

Školitel: Mgr. Lukáš Kratochvíl, Ph.D.

Praha 2010

Prohlašuji, že všichni spoluautoři jsou řádně uvedeni a že můj podíl na jednotlivých publikacích zařazených do disertační práce není menší než odpovídá pořadí a počtu autorů. Souhlasím s veřejným vystavením disertační práce v knihovně. Prohlašuji také, že jsem nepředložil práci ani její podstatnou část k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

25. června 2010

Lukáš Kubička

Tímto bych chtěl poděkovat všem, kteří jakkoliv přispěli ke vzniku této práce. Hlavní dík určitě patří mému školiteli Lukáši Kratochvílovi za jeho skvělé nápady, pomoc, nadhled, přátelství i kritiku. Zuzaně Starostové, skvělé kamarádce a kolegyni jsem mimo jiné vděčný za to, že mě přizvala do svých, občas lehce monstrózních, projektů. Dík si zaslouží i kamarádi a kolegové z Gecko-teamu za podněty, nápady a hlavně pomoc při experimentech a při krmení našich svěřenců. Kromě výše zmíněných bych rád jmenoval především tři stálice - Jana Červenku, Hanu Jirků a Martinu Pokornou. Poděkovat bych chtěl i Evě Landové, spoluautorce dvou posledních prací. Další nemalý dík patří členům katedry ekologie, stejně jako přátelům a kolegům z biologické sekce za cenné rady a pomoc. Také děkuji všem zainteresovaným gekonům, kteří nám dovolili nahlédnout do svých životních strategií. V neposlední řadě bych chtěl poděkovat Lubomírovi a rodině za skvělé zázemí, pomoc a taky, že to se mnou vydrželi.

# OBSAH

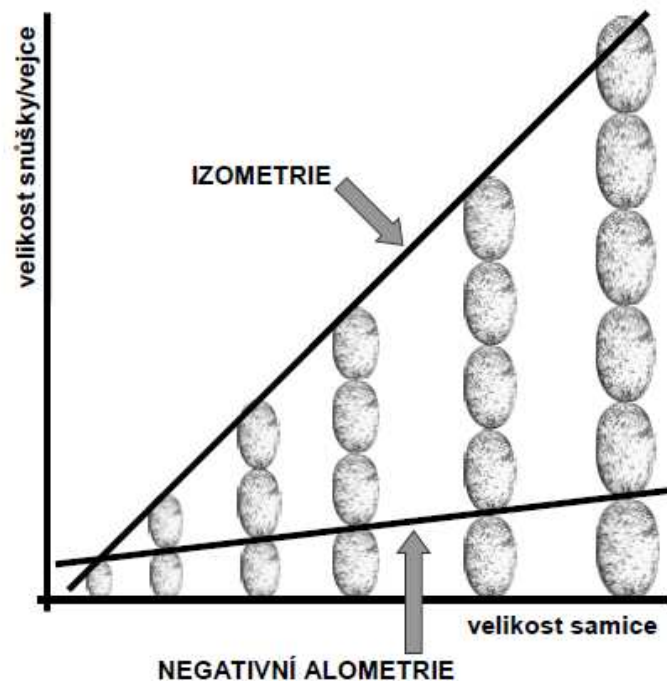
<b>ÚVOD</b>	5
<b>KAPITOLA 1</b>	
Why reduce clutch size to one or two eggs? Reproductive allometries reveal different evolutionary causes of invariant clutch size in lizards Lukáš Kratochvíl a Lukáš Kubička <i>Functional Ecology</i> (2007) 21: 171-177	18
<b>KAPITOLA 2</b>	
First grow, then breed and finally get fat: hierarchical allocation to life-history traits in a lizard with invariant clutch size Lukáš Kubička a Lukáš Kratochvíl <i>Functional Ecology</i> (2009) 23: 595-601	26
<b>KAPITOLA 3</b>	
Temperature-dependent reproductive rate in a tropical lizard ( <i>Paroedura picta</i> : Gekkonidae) Lukáš Kubička, Zuzana Starostová a Lukáš Kratochvíl <i>Submitted manuscript</i>	34
<b>KAPITOLA 4.1</b>	
Yolk hormone levels in the synchronously developing eggs of <i>Paroedura picta</i> , the gecko with genetic sex determination Lukáš Kratochvíl, Lukáš Kubička a Eva Landová <i>Canadian Journal of Zoology</i> (2006) 84: 1683-1687	57
<b>KAPITOLA 4.2</b>	
Does the mechanism of sex determination constrain the potential for sex manipulation? A test in geckos with contrasting sex-determining systems Lukáš Kratochvíl, Lukáš Kubička a Eva Landová <i>Naturwissenschaften</i> (2008) 95: 209-215	63
<b>ZÁVĚR</b>	71

## ÚVOD

Reprodukční strategie jsou významnou součástí životních strategií každého organismu a měly by být optimalizovány tak, aby maximalizovaly zdatnost jedince (Stearns 1992). Optimalizace probíhá v rámci rozmezí nastavených nejrůznějšími omezeními. Za nejvýznamnější zdroj omezení bývá považována evoluční historie organismu (tzv. fylogenetické omezení), přičemž omezení, včetně těch týkajících se reprodukčních vlastností, často paradoxně vyplývají z adaptací na minulá prostředí. Zásadní evoluční novinky pak jsou prolomením fylogenetických omezení. Takovou významnou evoluční novinkou v reprodukční strategii byl vznik tzv. invariantní snůšky u společného předka gekonů. Invariantní snůška, která je charakteristická malým a hlavně stálým počtem vajec v rámci jedné snůšky (Shine a Greer 1991), je totiž sdílená všemi dnes žijícími gekony. Cílem předkládané disertační práce je zjistit, co lze soudit o vzniku tohoto fenoménu a o důsledcích pro reprodukční, potažmo životní strategie gekonů. Zároveň ale gekoni svými pozoruhodnými reprodukčními vlastnostmi poskytují nevšední pohled na životní strategie ostatních linií plazů.

Gekoni (Gekkota) tvoří asi jednu osminu z přibližně 8000 druhů šupinatých plazů (Squamata) a představují velmi diverzifikovanou a úspěšnou skupinu s takřka celosvětovým rozšířením. V současné době jsou členěni do sedmi čeledí (Gamble et al. 2008). Většina gekonů klade snůšky maximálně o dvou vejcích. U některých miniaturních skupin došlo patrně sekundárně k redukci snůšky na jediné vejce (např. Doughty 1996). U jiných zástupců ale přítomnost jednoho vejce ve snůšce se zmenšováním těla samice nespojuje (např. Vitt a Zani 1997). Shine a Greer (1991) ve své práci uvádějí minimálně 23 nezávislých vzniků invariantní snůšky u vejcorodých šupinatých plazů. U některých skupin vznikl tento fenomén paralelně několikrát (např. u scinků). U zástupců infrařádu Gekkota, čeledi Dibamidae a rodu *Anolis* (čeleď Polychrotidae) je invariantní snůška zafixovaná (Shine a Greer 1991). Dále se invariantní snůška vyskytuje např. u některých zástupců čeledí Agamidae a Gymnophthalmidae. Odvozenost invariantní snůšky u šupinatých plazů je patrná ze všech recentních kladogramů šupinatých plazů (např. Cooper a Vitt 2002, Townsend et al. 2004, Vidal a Hedges 2005). Ancestrálním stavem je jednoznačně snůška s variabilním počtem vajec, kde počet vajec ve snůšce závisí na kondici samice, na její velikosti, příslušnosti k dané populaci, či druhu (Shine a Greer 1991).

Existuje několik hypotéz o vzniku invariantní snůšky (shrnuto v Shine a Greer 1991), z nichž některé se navzájem doplňují a jiné jsou naopak v rozporu. V první kapitole se pokouším nalézt příčiny vzniku této reprodukční strategie u gekonů a u anolisů. Srovnávali jsme mezidruhovou závislost hmotnosti jednoho vejce a celé snůšky na velikosti těla. Jako skupina s primitivními reprodukčními znaky gekonů (dvojvaječnou snůškou, velkými vejci vzhledem k velikosti samice, protaženým tvarem vajec s kožovitým obalem; Kratochvíl a Frynta 2006a) byli pro srovnání vybráni gekončiči (čeleď Eublepharidae), kteří jsou v současné době považováni za relativně bazální skupinu Gekkota (Gamble et al. 2008). Samice anolisů mají ve snůšce vždy jen jedno vejce s kožovitým obalem (Andrews a Rand 1974, Cox a Calsbeek 2010). Pro srovnání s ancestrálním typem reprodukce jsme použili obdobná data dvou vzdáleně příbuzných skupin ještěřů s variabilní snůškou (čeleď Lacertidae a podčeleď Sceloporinae). U těchto linií platí, že hmotnost snůšky při mezidruhovém srovnání narůstá izometricky, zatímco hmotnost jednotlivých vajec vykazuje silně negativně alometrický vztah (Obr. 1). To znamená, že snůšky samic velkých i malých druhů jsou relativně stejně těžké, tj. zabírají zhruba stejnou proporci hmotnosti samice. Samice malých druhů však alokují relativně více do jednotlivých vajec, čímž vzniká mezidruhová negativní alometrie ve velikosti vajec (např. Bauwens a Díaz-Uriarte 1997, Shine a Charnov 1992, Thompson a Pianka 2001).



Obr. 1 Alometrická závislost hmotnosti vejce a celé snůšky pro ještěry s variabilní snůškou při mezidruhovém srovnání.

Anolisi podle našeho zjištění sdílejí s ještěry s variabilní snůškou ancestrální alometrii hmotnosti vejce. Protože mají jen jednovaječné snůšky, je alometrie celé snůšky totožná s alometrií jednoho vejce. U původně arboreálních anolisů tedy invariantní snůška vznikla patrně působením selekce na redukci zátěže hmotnosti gravidní samice v pohybově náročném prostředí (Andrews a Rand 1974, Shine et al. 1998). I když je snížení reprodukční zátěže pro samice anolisů tak výhodné, jedno jejich vejce není relativně menší k hmotnosti samice než u skupin s variabilní snůškou. To patrně ukazuje na možnou nejzazší mez, danou zřejmě fyziologickým omezením, kam až lze ve zmenšování vajec zajít. Na druhou stranu u gekončků panuje zřetelný izomerický vztah mezi hmotností snůšky a délkou těla matky shodný se stavem pozorovaným u kontrolních skupin. Oproti druhům s variabilní snůškou však roste jedno vejce gekončků vzhledem k velikosti samice opět izometricky. Hmotnost snůšek gekončků je relativně k hmotnosti samice zhruba stejná jako u skupin s ancestrálním typem snůšky, samice však dělí dostupnou energii pouze mezi dva potomky. Hybnou silou selekce při vzniku invariantní snůšky u gekonů tak mohl být tlak na maximalizaci velikosti potomka, např. díky velikostně specifické predaci (Ashton 2005) či širšímu spektru kořisti u větších mláďat (James a Shine 1988, Ashton 2005). Alternativně může být větší investice do jednotlivých vajíček odpovědí na inkubaci v chráněném prostředí (Smith a Fretwell 1974, Shine 1989), není však jasné, čím by se inkubační prostředí primitivních gekonů lišilo od prostředí druhů s variabilní snůškou. Protože relativní hmotnost snůšky gekončků není větší, nýbrž stejná jako u skupin s ancestrální variabilní snůškou, ve zvětšování jednotlivých vajec patrně nelze zajít za danou mez a zvětšovat tak libovolně objem celé snůšky nad limit, který je zřejmě dán dostupným prostorem v břišní dutině samice (Shine 1992).

Mnohé reprodukční znaky jsou notoricky známé vysokou fenotypovou plasticitou. Předpokládá se, že fenotypově plastické by měly být spíše znaky, kde lze alternativním řešením dosáhnout obdobné či za daných podmínek maximálně možné zdatnosti, zatímco znaky s jednou optimální hodnotou by měly být více kanalizované (srv. např. Stearns a Kawecki, 1994). Studie investic do reprodukce v závislosti na úživnosti prostředí byly dosud prováděny jen u skupin plazů s variabilní snůškou. Vejce samic z nutričně chudšího prostředí vážila stejně (Du 2006) nebo byla dokonce těžší (Warner et al. 2007) než vejce samic v úživnějším v prostředí, což by mohlo ukazovat na optimalizaci alokace zdrojů do jednotlivých vajec. V nutričně chudém prostředí však samice kladly méně snůšek s menším počtem vajec (Du 2006, Warner et al. 2007). Předmětem druhé kapitoly je zkoumání, zda gekoni vykazují vzhledem ke svému značně odvozenému způsobu reprodukce stejné závislosti reprodukčních

parametrů. Invariantní snůška u nich patrně vznikla tlakem na maximalizaci velikosti potomků i za cenu značného snížení fekundity během jedné reprodukční události. Předpokládám proto značnou míru kanalizace ve velikosti vejce, kdežto v závislosti na vnějších podmínkách by se měl lišit např. interval mezi snůškami (Vitt 1986).

U skupin s variabilní snůškou se uplatňuje tzv. Lackův a Williamsův princip. Lackův princip (Lack 1954 ex Sinervo 1999) se zabývá kompromisem mezi kvalitou a počtem potomků v rámci jedné snůšky, tj. mezi velkým množstvím malých vajec a malým počtem velkých vajec. U iteroparních zvířat se navíc uplatňuje princip Williamsův (Williams 1966), který popisuje celoživotní reprodukční úspěch jedince jako řešení kompromisu mezi investicí do současné reprodukční události a investicí do budoucna, kterou se rozumí především investice do tukových zásob či do růstu těla matky. S Williamsovým principem souvisejí dvě reprodukční strategie, které se u ještěřů patrně vyvinuly v závislosti na klimatických podmínkách a momentální dostupnosti zdrojů potravy. Přejít mezi nimi je neostrý a spíše se jedná o kontinuum s extrémami na obou koncích. První skupinou jsou tzv. „*capital breeders*“, kteří mimo dobu rozmnožování shromažďují zásoby pro pozdější reprodukci. Zástupci druhé skupiny, „*income breeders*“, žijí ve stabilním prostředí, netvoří si skoro žádné zásoby a směřují energii získanou z potravy během vitelogeneze přímo do potomstva (Stearns 1992). Předpokládá se, že tukové zásoby tvoří především zástupci s prvně zmíněnou strategií a to před reprodukcí. Williamsův princip se u většiny šupinatých plazů studuje mnohem obtížněji než princip Lackův, protože většina ještěřů má pouze jednu či dvě snůšky ročně (např. Tinkle et al. 1970, Warne a Charnov 2008). Situaci navíc komplikují často i velmi složité interakce mezi dělením investic mezi současnou a budoucí reprodukcí a mezi dělením investic v rámci jedné snůšky (např. Caley et al. 2001, Aubret et al. 2003). Protože u druhů s invariantní velikostí snůšky je v rámci snůšky v jednom ovariu tvořeno maximálně jedno vejce, Lackův princip, stejně jako jeho interakce, se u těchto linií výrazně neuplatňuje, ale v plné míře se zde uplatňuje právě Williamsův princip. Samice ještěřů s invariantní snůškou činí rozhodnutí, zda investovat zdroje do současné snůšky, či zda investovat do růstu nebo zásob a použít ušetřenou energii při tvorbě snůšky příští, protože s rostoucí velikostí těla samice se počet vajíček ve snůšce nemění. Samice může v závislosti na vnějších podmínkách a svém fyziologickém stavu pouze ovlivňovat délku intervalu mezi jednotlivými snůškami, případně velikost vajíček (Andrews a Rand 1974, Kratochvíl a Frynta 2006b).

Jako modelový organismus pro studii nutriční závislosti alokací byl zvolen gekon *Paroedura picta* z čeledi Gekkonidae. Samice tohoto druhu jsou schopné klást obvykle dvojvaječné snůšky ve velmi krátkém intervalu (7-10 dní) a rostou ještě dlouho po dosažení



pohlavní dospělosti. U dvou skupin samic s rozdílnou dostupností potravy jsme sledovali, jak se liší v investici energie do reprodukce, růstu a tukových zásob. Výsledky ukázaly, že alokace energie do sledovaných parametrů je u *P. picta* evidentně nutričně závislá a navíc se zde uplatňuje alokační hierarchie. Investice do růstu má alokační prioritu a tukové zásoby jsou tvořeny až po saturaci potřeb růstu a reprodukce. *P. picta* tak dokládá, že k akumulaci tukových zásob nedochází jen u plazů označovaných jako „*capital breeders*“, ale může k ní v energeticky bohatém prostředí docházet i přímo během reprodukce po dosažení maximální možné frekvence snůšek. Naše zjištění o reprodukčních strategiích *P. picta* v málo úživném prostředí jsou navíc odlišná od výsledků obdobných experimentů u ještěřů s variabilní snůškou (Du 2006, Warner et al. 2007). Samice *P. picta* v prostředí s nižší dostupností potravy mají delší intervaly mezi snůškami a překvapivě také produkují dosti menší vejce (hmotnost cca o 10% nižší). Menší vejce mají vyšší mortalitu a líhnou se z nich menší mláďata. Na druhou stranu incidence jednovaječných snůšek u tohoto gekona vůbec nesouvisí s krmným režimem matky. U obou skupin se jednalo přibližně o 10% případů. Produkce jednovaječných snůšek u tohoto gekona tak patrně není adaptací na prostředí s nižší dostupností potravy, ale spíš se jedná o spontánní reprodukční chybu. V práci upozorňujeme na možná úskalí testování kompromisů (*trade-offs*) pomocí hledání negativních korelací mezi jednotlivými znaky životních strategií za přítomnosti alokační hierarchie.

Třetí kapitola je věnována závislostem reprodukčních strategií gekonů na abiotických faktorech. U ektotermních obratlovců se jako zásadní faktor jeví teplota prostředí (Angilletta 2009). Nepřímé zjišťování jejího vlivu v přírodě má však svá úskalí. Data o teplotě prostředí získaná z lokalit výskytu sledovaných jedinců nemusejí nic sdělit o aktuální teplotě organismu, protože ektotermové často výrazně termoregulují (např. Chown a Terblanche 2007). U šupinatých plazů je zatím vliv teploty na reprodukční charakteristiky zkoumán velmi sporadicky, má se však za to, že teplota hraje významnou roli v rychlosti reprodukce a tím pádem i v celkové roční produkci potomstva samice (Warne a Charnov 2008). U ještěřů může být při sledování vlivu teploty na rychlost reprodukce problematický i dlouhý interval mezi jednotlivými snůškami. Samice většiny druhů produkují maximálně jednu či dvě snůšky v rámci reprodukční sezóny (např. Tinkle et al. 1970, Warne a Charnov 2008). Někteří gekoni, mezi které patří i *P. picta*, však mají velmi krátké intervaly mezi snůškami. Tento savanový druh se navíc setkává s širokým rozpětím teplot (Schönecker 2008). U samic *P. picta* jsme sledovali vliv teploty na rychlost reprodukce ve třech různých konstantních

teplotách prostředí. Jako míru rychlosti reprodukce jsme zvolili rychlost tvorby snůšky, tedy převrácenou hodnotu intervalu mezi snůškami.

Kromě popisu teplotní závislosti jsme se získaná data rozhodli využít pro testování centrálního vztahu „Metabolické teorie ekologie“ (MTE, Brown et al. 2004). MTE spatřuje v intenzitě metabolismu centrální ekologický/biologický proces a hledá univerzální vysvětlení jeho závislosti na hmotnosti těla a teplotě napříč organismy. Základním předpokladem je podobnost rozvodných sítí v tělech organismů, který by měl minimalizovat energii potřebnou pro transport (West et al. 1997). Intenzita metabolismu by pak na hmotnosti organismu měla růst s mocninou tří čtvrtin (respektive s mocninou jedné čtvrtiny pro rychlost metabolismu přepočtenou na jednotku hmotnosti). Závislost intenzity metabolismu na teplotě je pak v centrálním vztahu MTE vyjádřena Boltzmann-Arrheniovým principem popisujícím reakční kinetiku. Dalším předpokladem je, že rychlosti biologických procesů souvisejících s intenzitou metabolismu mají kvůli své závislosti na metabolismu také stejnou závislost na hmotnosti a teplotě, což by mělo platit i pro rychlost reprodukce (Ernest et al. 2003), ale také např. i pro rychlost fixace neutrálních substitucí aminokyselin a nukleotidů (Gillooly et al. 2005, 2007).

Zjištěná rychlost reprodukce gekona *P. picta* se liší mezi třemi pokusnými teplotami. Námí objevená závislost je však řízena pravděpodobně jiným mechanismem, než jaký předpokládá Boltzmann-Arrheniův princip v kontextu centrálního vztahu MTE. V závěru pak upozornujeme na rozdílný vliv teploty na obě pohlaví gekona *P. picta*, který může vyústit v odlišné důsledky pro znaky spojené se zdatností samců a samic. Naznačujeme, že změny ve zdatnosti jedinců a tedy i životaschopnosti populací spojené se změnou klimatu se dají jen obtížně obecně předpovídat.

Jak bylo výše zmíněno, gekoni se vyznačují velkou investicí do jednotlivých potomků a míra investice do vejce je značně závislá na úživnosti prostředí. Mnohé druhy jsou taky výrazně pohlavně dimorfní ve velikosti těla. Pro samice by pak mohlo být výhodné mít možnost ovlivnit pohlaví potomků v závislosti na podmínkách prostředí podle Trivers-Willardovy hypotézy (1973). Poslední kapitola je proto věnována dvěma pracím, které se v rámci reprodukčních strategií gekonů zabývají možností manipulace pohlavím u mláďat druhů s teplotně a genotypicky určeným pohlavím.

Proximátním mechanismem, který by mohl manipulaci řídit, se zdají být steroidní hormony ve vejcích (např. Petrie et al. 2001, Lovern a Wade 2003a, Pieau a Dorizzi 2004).

Steroidní hormony se mohou dostat do žloutku v zásadě třemi cestami: jednak jsou tvořeny přímo embryonální gonádou, dále jsou produkovány buňkami folikulární stěny, případně jsou alokovány z krevního oběhu samice (Hackl et al. 2003, Pieau a Dorizzi 2004). Korelace mezi hladinami žloutkových steroidů čerstvě snesených vajec a steroidů krevní plazmy matky byly potvrzeny u ptáků a želv (např. Lovern a Wade 2001, Janzen et al. 2002, Williams et al. 2005). Případy, kde korelace nebyla nalezena, mohou souviset s tím, že autoři analyzovali hladiny hormonů u vajec a folikulů v různém stádiu vývoje (např. Painter et al. 2002, Lovern a Wade 2003b). Další nepřesnosti mohou být způsobeny tzv. nedestruktivní metodou odběru vzorku, kdy se vyšetřuje pouze malé množství odsátého žloutku bez poškození embrya. Žloutek je totiž u polylecitálních vajec ukládán ve vrstvách a jednotlivé vrstvy mají různé hladiny steroidů (Lipar et al. 1999). Přesný obraz o maternálně alokovaných hladinách steroidů je tedy možný jen analýzou celého obsahu žloutku u čerstvě snesených vajec.

Mechanismy možného vlivu steroidů obsažených ve žloutku, především estrogenů a testosteronu, na pohlaví potomků byly navrženy jak pro teplotně určené pohlaví, tak pro oba typy genotypicky určeného pohlaví (XX/XY i ZZ/ZW). U skupin s teplotně určeným pohlavím se patrně uplatňuje přímé působení estrogenů na nediferenciovanou gonádu. Hladina estrogenu pod určitým prahem iniciuje diferenciaci gonády ve varle a při jejím zvýšení nad tento práh se gonáda diferencuje v ovarium. Teplota prostředí pak může aktivovat nebo inaktivovat teplotně specifickou expresi aromatázy nebo teplotně specifickou enzymatickou aktivitu aromatázy a tím tak ovlivňovat hladiny estradiolu ve vejci, protože aromatáza přeměňuje testosteron na estrogeny (Pieau a Dorizzi 2004). U genotypického určení pohlaví typu XX/XY byl navržen bizarní mechanismus, kdy folikul s vyšším obsahem testosteronu stimuluje průnik spermie nesoucí chromozom Y a dá tak vznik jedinci samčího pohlaví (Lovern a Wade 2003a). K prvnímu meiotickému dělení, kdy dochází k segregaci jedné sady chromozomů (včetně pohlavního) do polárního tělíška, dochází až po ukončení vitelogeneze folikulu. U genotypického určení pohlaví typu ZZ/ZW byl proto navržen mechanismus ovlivnění meiotické segregace do polárního tělíška ve prospěch chromozomu W u folikulu s vyšší hladinou androgenů a naopak (Petrie et al. 2001).

U šupinatých plazů s variabilní snůškou prozatím nebyl zkoumán obsah steroidů u všech vajec v rámci jedné snůšky. V jedné populaci želvy *Chrysemys picta*, kde samice klade jen jednu ročně snůšku s variabilním počtem vajec, našli Elf et al. (2002) při přímé inspekci reprodukčních orgánů folikuly (včetně již ovulovaných), které byly prokazatelně součástí jedné snůšky, a které se lišily také v hladinách alokovaných steroidů. Naproti tomu u gekončíka *Eublepharis macularius*, který má teplotně určené pohlaví, bylo zjištěno, že

v rámci jedné snůšky vejce sdílejí shodné hladiny steroidů, zatímco mezi snůškami jsou tyto hladiny rozdílné (Elf 2004). Samice tohoto druhu totiž tvoří obě vejce (každé v jednom ovariu) paralelně a ta pak sdílejí i nutriční parametry (Rhen et al. 2000). Sledování hladin estradiolu a testosteronu v rámci jedné snůšky a mezi jednotlivými snůškami je právě předmětem zájmu čtvrté předkládané práce. Jako experimentální druh jsme opět zvolili gekona *P. picta*, protože má genotypicky určené pohlaví (Blumberg et al. 2002). Zda se jedná o typ XX/XY nebo ZZ/ZW není zatím známo. I u tohoto druhu jsme našli stejný trend jak v hladinách sledovaných steroidů, tak ve velikosti vajec, jako je tomu u *E. macularius*. Naše zjištění srovnáváme s navrženými mechanismy manipulace s pohlavím potomků u plazů s genotypicky určeným pohlavím a docházíme k závěru, že hladiny měřených steroidních hormonů ve žloutku patrně nijak nesouvisí s pohlavím mláděte.

V předchozí práci jsme vždy analyzovali všechny dostupný žloutek čerstvě snesených vajec, čímž jsme však přišli o údaje o pohlaví potomků. Pro *P. picta* zatím nejsou vyvinuty molekulární markery, takže pro určení pohlaví je nutné vejce inkubovat a u vylíhlých mláďat provést buď přímou inspekci gonád (opět destruktivní metoda) nebo je nechat dorůst do velikosti, kdy se externí pohlavně dimorfní znaky diferencují. O možné manipulaci pomocí různých hladin steroidních hormonů se pak dovídáme jen nepřímě. S nepřímými důkazy vlivu steroidů na pohlaví potomků souvisí i poslední práce, kde jsme se zaměřili na poměr pohlaví mláďat gekončků (*E. macularius* - druhu s teplotně určeným pohlavím a třemi další druhy s genotypickým určením), jako kontrolní skupinu jsme opět použili gekona *P. picta*. V našem experimentu tak byli zástupci s oběma typy určení pohlaví (*E. macularius* a *P. picta*), u kterých víme, že alokace živin a steroidů do jednotlivých folikulů probíhá paralelně. Výsledky jsou pro druhy s genotypicky určeným pohlavím jednoznačné, poměr pohlaví zde odpovídá očekávanému rozložení (jak v zastoupení samců a samic, tak i v jejich rozložení v rámci snůšek) a patrně nesouvisí s alokovanými hladinami steroidů ve vejcích. Naproti tomu v teplotě, při které se mohou líhnout samice i samci, jsou u *E. macularius* v rámci jedné snůšky mláďata vždy stejného pohlaví. V souvislosti s dalšími informacemi o reprodukci tohoto druhu (např. samičí preference teplot, ze kterých se líhnou potomci obou pohlaví; Bragg et al. 2000) pak předpokládáme potenciál pro manipulaci poměrem pohlaví mláďat u samic *E. macularius*, gekončika s teplotně určeným pohlavím.

## Použitá literatura

- Andrews R., Rand A.S. (1974) Reproductive effort in anoline lizards. *Ecology* 55: 1317-1327.
- Angilletta M.J. (2009) *Thermal adaptation: A theoretical and empirical synthesis*. Oxford University Press, Oxford.
- Ashton K.G. (2005) Life history of a fossorial lizard, *Neoseps reynoldsi*. *Journal of Herpetology* 39: 389-395.
- Aubret F., Bonnet X., Shine R., Maumelat S. (2003) Clutch size manipulation, hatching success and offspring phenotype in the ball python (*Python regius*). *Biological Journal of the Linnean Society* 78: 263-272.
- Bauwens D., Díaz-Uriarte R. (1997) Covariation of life-history traits in lacertid lizards: a comparative study. *American Naturalist* 149: 91-111.
- Blumberg M.S., Lewis S.J., Sokoloff G. (2002) Incubation temperature modulates post-hatching thermoregulatory behavior in the Madagascar ground gecko, *Paroedura pictus*. *Journal of Experimental Biology* 205: 2777-2784.
- Bragg W.K., Fawcett T.B., Bragg T.B., Viets B.E. (2000) Nest-site selection in two eublepharid gecko species with temperature-dependent sex determination and one with genotypic sex determination. *Biological Journal of the Linnean Society* 69: 319-332.
- Brown J.H., Gillooly J.F., Allen A.P., Savage V.M., West G.B. (2004) Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology* 85: 1771-1789.
- Caley M.J., Schwarzkopf L., Shine R. (2001) Does total reproductive effort evolve independently of offspring size? *Evolution* 55: 1245-1248
- Cooper W.E., Vitt L.J. (2002) Distribution, extant, and evolution of plant consumption by lizards. *Journal of Zoology* 257: 487-517.
- Cox R.M., Calsbeek R. (2010) Severe costs of reproduction persist in *Anolis* lizards despite the evolution of a single-egg clutch. *Evolution* 64: 116-125.
- Doughty P. (1996) Allometry of reproduction in two species of gekkonid lizards (*Gehyra*): effects of body size miniaturization on clutch and egg sizes. *Journal of Zoology* 240: 703-715.
- Du W.G. (2006) Phenotypic plasticity in reproductive traits induced by food availability in a lacertid lizard, *Takydromus septentrionalis*. *Oikos* 112: 363-369.

- Elf P.K. (2004) Yolk steroid hormones and their possible roles in TSD species. In N. Valenzuela, V. Lance (eds.), *Temperature-dependent sex determination in vertebrates*, Washington, Smithsonian Books, pp. 111-118.
- Elf P.K., Lang J.W., Fivizzani A.J. (2002) Yolk hormone levels in the eggs of snapping turtles and painted turtles. *General and Comparative Endocrinology* 127: 26-33.
- Ernest S.K.M., Enquist B.J., Brown J.H., Charnov E.L., Gillooly J.F., Savage V.M., White E.P., Smith F.A., Hadly E.A., Haskell J.P., Lyons S.K., Maurer B.A., Niklas K.J., Tiffney B. (2003) Thermodynamic and metabolic effects on the scaling of production and population energy use. *Ecology Letters* 6: 990-995.
- Gamble T., Bauer A.M., Greenbaum E., Jackman T. (2008) Out of the blue: cryptic higher level taxa and a novel, trans-Atlantic clade of gecko lizards (Gekkota, Squamata). *Zoologica Scripta* 37: 355-366.
- Gillooly J.F., Allen A.P., West G.B., Brown, J.H. (2005) The rate of DNA evolution: effects of body size and temperature on the molecular clock. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 102: 140-145.
- Gillooly J.F., McCoy M.W., Allen A.P. (2007) Effects of metabolic rate on protein evolution. *Biology Letters* 3: 655-660.
- Hackl R., Bromundt V., Kotrschal K., Möstl E. (2003) Distribution and origin of steroid hormones in the yolk of Japanese quail eggs (*Coturnix coturnix japonica*). *Journal of Comparative Physiology B* 173: 327-331.
- Chown S.L., Terblanche J.S. (2007) Physiological diversity in insects: ecological and evolutionary contexts. *Advances in Insect Physiology* 33: 50-152.
- James C., Shine R. (1988) Life-history strategies of Australian lizards: a comparison between the tropics and the temperate zone. *Oecologia* 75: 307-316.
- Janzen F.J., Wilson M.E., Tucker J.K., Ford S.P. (2002) Experimental manipulation of steroid concentrations in circulation and in egg yolks of turtles. *Journal of Experimental Biology* 293: 58-66.
- Kratochvíl L., Frynta D. (2006a) Egg shape and size allometry in geckos (Squamata: Gekkota), lizards with contrasting eggshell structure: Why lay spherical eggs? *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 44: 217-222.

- Kratochvíl L., Frynta D. (2006b) Body size effect on egg size in eublepharid geckos (Squamata: Eublepharidae), lizards with invariant clutch size: the negative allometry for egg size in ectotherms is not universal. *Biological Journal of the Linnean Society* 88: 527-532.
- Lack D. (1954) *The natural regulation of animal numbers*. Clarendon, Oxford. ex Sinervo B. (1999) Mechanistic analysis of natural selection and a refinement of Lack's and Williams's principles. *American Naturalist* 154: S26-S42.
- Lipar J.L., Ketterson E.D., Nolan V., Casto J.M. (1999) Egg Yolk Layers Vary in the Concentration of Steroid Hormones in Two Avian Species. *General and Comparative Endocrinology* 115: 220-227.
- Lovern M.B., Wade J. (2001) Maternal plasma and egg yolk testosterone concentrations during embryonic development in green anoles (*Anolis carolinensis*). *General and Comparative Endocrinology* 124: 226-235.
- Lovern M.B., Wade J. (2003a) Yolk testosterone varies with sex in eggs of the lizard, *Anolis carolinensis*. *Journal of Experimental Biology* 295A: 206-210.
- Lovern M.B., Wade J. (2003b) Sex steroids in green anoles (*Anolis carolinensis*): uncoupled maternal plasma and yolk follicle concentrations, potential embryonic steroidogenesis, and evolutionary implications. *General and Comparative Endocrinology* 134: 109-115.
- Painter D., Jennings D.H., Moore M.C. (2002) Placental buffering of maternal steroid hormone effects on fetal and yolk hormone levels: a comparative study of a viviparous lizard, *Sceloporus jarrovi*, and an oviparous lizard, *Sceloporus graciosus*. *General and Comparative Endocrinology* 127: 105-116.
- Petrie M., Schwabl H., Brande-Lavridsen N., Burke. T (2001) Sex differences in avian yolk hormone levels. *Nature* 412: 498.
- Pieau C., Dorizzi M. (2004) Oestrogens and temperature-dependent sex determination in reptiles: all is in gonads. *Journal of Endocrinology* 181: 367-377.
- Rhen T., Sakata J.T., Zeller M., Crews D. (2000) Sex steroid levels across the reproductive cycle of female leopard geckos, *Eublepharis macularius*, from different incubation temperatures. *General and Comparative Endocrinology* 118: 322-331.

- Shine R. (1989) Alternative models for the evolution of offspring size. *American Naturalist* 134: 311-317.
- Shine R. (1992) Relative clutch mass and body shape in lizards and snakes: is reproductive investment constrained or optimized? *Evolution* 46: 828-833.
- Shine R., Greer A.E. (1991) Why are clutch sizes more variable in some species than in others? *Evolution* 45: 1696-1706.
- Shine R., Charnov E.L. (1992) Patterns of survival, growth, and maturation in snakes and lizards. *American Naturalist* 139: 1257-1269.
- Shine R., Keogh S., Doughty P., Giragossyan H. (1998) Cost of reproduction and the evolution of sexual dimorphism in a „flying lizard“ *Draco melanopogon* (Agamidae). *Journal of Zoology* 246: 203-213.
- Schönecker, P. (2008) *Geckos of Madagascar, the Seychelles, Comoros and Mascarene Islands*. Edition Chimaira, Frankfurt am Main.
- Smith C.C., Fretwell D. (1974) The optimal balance between size and number of offspring. *The American Naturalist* 108: 499-506.
- Stearns S.C. (1992) *The evolution of life histories*. Oxford University Press, New York.
- Stearns C.S., Kawecki T.J. (1994) Fitness sensitivity and the canalization of life-history traits. *Evolution* 48: 1438–1450.
- Thompson G.C., Pianka E.A. (2001) Allometry of clutch and neonate sizes in monitor lizards (Varanidae: *Varanus*). *Copeia* 2001: 443-458.
- Tinkle D.W., Wilbur H.M., Tilley S.G. (1970) Evolutionary strategies in lizard reproduction. *Evolution* 24: 55-74.
- Townsend T.M., Larson A., Louis E., Macey J.R. (2004) Molecular phylogenetics of Squamata: the position of snakes, amphisbaenians, and dibamids, and the root of the squamate tree. *Systematic Biology* 53: 735-757.
- Trivers R.L., Willard D.E. (1973) Natural selection on parental ability to vary the sex ratio of offspring. *Science* 179: 90-92.
- Vidal N., Hedges S.B. (2005) The phylogeny of squamate reptiles (lizards, snakes, and amphisbaenians) inferred from nine nuclear protein-coding genes. *Comptes Rendus Biologie* 328: 1000-1008.



- Vitt L.J. (1986) Reproductive tactic of sympatric gekkonid lizards with a comment on the evolutionary and ecological consequences of invariant clutch size. *Copeia* 1986: 773-786.
- Vitt L.J., Zani P.A. (1997) Ecology of the nocturnal lizard *Thecadactylus rapicauda* (Sauria: Gekkonidae) in the amazon region. *Herpetologica* 53: 165-179.
- Warne R.W., Charnov E.L. (2008) Reproductive allometry and the size-number trade-off for lizards. *American Naturalist* 172: E80-E98.
- Warner D.A., Lovern M.B., Shine R. (2007) Maternal nutrition affects reproductive output and sex allocation in a lizard with environmental sex determination. *Proceedings of the Royal Society of London B* 274: 883-890.
- West G.B., Brown J.H., Enquist B.J. (1997) A general model for the origin of allometric scaling laws in biology. *Science* 276: 122-126.
- Williams G.C. (1966) Natural selection, the cost of reproduction, and a refinement of Lack's principle. *American Naturalist* 100: 687-690.
- Williams T.D., Ames C.E., Kiparissis Y., Wynne-Edwards K.E. (2005) Laying-sequence-specific variation in yolk oestrogen levels, and relationship to plasma oestrogen in female zebra finches (*Taeniopygia guttata*). *Proceedings of the Royal Society of London B* 272:173-177.

## **KAPITOLA 1**

**Why reduce clutch size to one or two eggs? Reproductive allometries reveal different evolutionary causes of invariant clutch size in lizards**

Lukáš Kratochvíl a Lukáš Kubička

*Functional Ecology* (2007) 21: 171-177

## KAPITOLA 2

### **First grow, then breed and finally get fat: hierarchical allocation to life-history traits in a lizard with invariant clutch size**

Lukáš Kubička a Lukáš Kratochvíl

*Functional Ecology* (2009) 23: 595-601

## **KAPITOLA 3**

### **Temperature-dependent reproductive rate in a tropical lizard (*Paroedura picta*: Gekkonidae)**

Lukáš Kubička, Zuzana Starostá a Lukáš Kratochvíl

*Submitted manuscript*

## **KAPITOLA 4.1**

### **Yolk hormone levels in the synchronously developing eggs of *Paroedura picta*, the gecko with genetic sex determination**

Lukáš Kratochvíl, Lukáš Kubička a Eva Landová

*Canadian Journal of Zoology* (2006) 84: 1683-1687

## KAPITOLA 4.2

### **Does the mechanism of sex determination constrain the potential for sex manipulation? A test in geckos with contrasting sex-determining systems**

Lukáš Kratochvíl, Lukáš Kubička a Eva Landová

*Naturwissenschaften* (2008) 95: 209-215

## ZÁVĚR

Invariantní snůška gekonů představuje evoluční novinku, která patrně vznikla důsledkem tlaku na zvětšování jednotlivých potomků. Určité vlastnosti tohoto typu reprodukce však dělají z gekonů ideální modelovou skupinu pro studium reprodukčních strategií. Protože počet vajec ve snůšce je víceméně pevně dán, chybí zde kompromis mezi počtem vajec a jejich kvalitou v rámci jedné snůšky. Extrémně krátké intervaly mezi snůškami u některých gekonů umožňují efektivně zkoumat odezvu na vnější podmínky. Jako zásadní se také jeví paralelní tvorba vajec, přičemž obě vejce, každé v jednom ovariu, sdílejí shodné nutriční parametry i hladiny steroidních hormonů. Odvozené reprodukční strategie gekonů tak umožňují zkoumat reprodukční charakteristiky ještěřů z jiného úhlu pohledu. Umožňují totiž prověřit jinak těžko rozpoznatelné limity životních strategií šupinatých plazů.