

**Univerzita Karlova v Praze**

**Přírodovědecká fakulta**

**Katedra ekologie**

**Vztah mezi rychlostí vývoje a velikostí vajec u plazů**

**Jana Mrskočová**

**Praha 2010**

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

Prohlašuji, že jsem tuto bakalářskou práci vypracovala sama s použitím citované literatury.

Ráda bych poděkovala svému školiteli, Lukáši Kratochvílovi, za ochotu a trpělivost při konzultaci a čtení mé bakalářské práce.

Praha 2010

Jana Mrskočová

# Obsah

Obsah.....	3
Abstrakt .....	4
Klíčová slova.....	4
Abstract .....	5
Keywords .....	5
Úvod.....	6
1. Teorie popisující vztah mezi dobou vývinu a hmotností .....	7
1.1 Metabolická teorie.....	7
1.2 Alternativní teorie .....	9
2. Obecné komplikace testování vztahu mezi velikostí vejce a dobou vývinu .....	11
2.1 Komplikace při mezidruhovém srovnání .....	11
2.1.1 Homologie stádií .....	11
2.1.2 Závislost doby vývinu na teplotě .....	12
2.1.3 Složení vejce .....	15
2.2 Komplikace při vnitrodruhovém srovnání .....	16
2.2.1 Vliv teploty na hmotnost vejce.....	16
2.2.2 Role vlhkosti v embryonálním vývinu .....	17
2.2.3 Společné líhnutí.....	17
3. Přehled studií.....	18
3.1 Mezidruhové studie .....	18
3.2 Vnitrodruhové studie.....	19
Závěr.....	21
Seznam literatury.....	22

## **Abstrakt**

Z dosavadních analýz vyplývá, že na velkých taxonomických škálách existuje pozitivní vztah mezi hmotností vejce a dobou embryonálního vývinu. Zdá se tedy, že živočichové by měli řešit trade-off mezi hmotností vejce a rychlostí vývinu. Některé studie (nejen u plazů) však dokládají, že vztah mezi rychlostí vývinu a hmotností vejce je taxonově specifický. Studie provedené na vnitrodruhové úrovni se liší v závěru, zda korelace mezi dobou vývinu a hmotností vejce existuje či ne. Navíc existuje řada faktorů (například posuny v ontogenetických stádiích embrya v době snesení vejce, přítomnost diapauzy během embryonálního vývinu, synchronizace doby líhnutí mláďat, teplota a vlhkost prostředí), které značně komplikují analýzu vztahu mezi hmotností vejce a rychlostí vývoje. Za nejdůležitější zavádějící faktor považují teplotu, kterou se různí autoři snažili odfiltrovat odlišnými způsoby, avšak nikdy ne zcela uspokojivě.

Tato práce se snaží doložit, že vztah mezi velikostí vajec a dobou embryonálního vývoje není dostatečně a jednoznačně znám, a poukázat na zdroje komplikací při jeho zkoumání.

## **Klíčová slova**

Hmotnost vejce, rychlost vývinu, rychlost růstu, doba vývinu, teplota.

## **Abstract**

Existing analyses indicate that there is a positive relationship between egg mass and incubation period at large taxonomical scales. This suggests that animals are able to solve the trade-off between egg mass and developmental rate. However, some studies (not only reptile-focused) prove that this relationship is taxon-specific. Studies performed at the intraspecific level differ in the conclusion whether such relationship actually exists. Moreover, there are many factors which complicate these analyses (for example the ontogenetic shift at the time of oviposition, presence of diapause during the embryonic development, synchronization of the time of hatching, temperature and humidity). I suggest that the main factor is temperature that has been filtered out by various authors by means which I find unsatisfactory.

This thesis attempts to prove that the relationship between egg mass and incubation period is not sufficiently and explicitly explained and to discuss the complications regarding its research.

## **Keywords**

Egg mass, developmental rate, growth rate, incubation period, temperature.

## Úvod

V přírodě existují různá „trade-offs“ související s tělesnou velikostí, pro živočichy neomezené například predačním tlakem, je často lepší vyrůst do větší velikosti a tím zvýšit svojí plodnost (Roff 2000), dalším důvodem pro investici do větší velikosti mláďat je, že větší jedinci lépe přežívají první část života (Packard a kol. 1981) Jedním možným řešením, jak být větším, je větší velikost při narození (přičemž náklady platí rodiče, kteří jsou zpravidla schopnější při shromažďování nezbytných zdrojů než juvenilní stádia, platí však za zvýšení investice do jednoho vejce snížením počtu potomků).

Myšlenka trade-off mezi velikostí a délkou vývinu je založena na předpokladu, že mít větší vejce, potažmo mláďe je vykoupeno delší dobou nezbytnou pro embryonální vývin, po kterou je embryo ohroženější ze strany predátorů.

Existují zhruba dva hlavní myšlenkové proudy, které se zabývají vztahem mezi dobou vývinu a velikostí vejce. První z nich je metabolická teorie (Brown a kol. 2004), která předpokládá, že biologické rychlosti jako rychlost metabolismu, vývoje, růstu, stárnutí, evoluce mají stejnou závislost na hmotnosti a teplotě, protože jsou všechny funkčně provázané přes intenzitu metabolismu.

Druhá teorie, která přináší alternativní vysvětlení k metabolické teorii předpokládá, že doba vývoje je závislá na určitých ontogenetických událostech a tedy, že rychlost růstu a vývinu se může měnit u různých skupin živočichů. do značné míry nezávisle, např. *Manduca sexta* (Nijhout a kol. 2010).

Následující práce se snaží nastínit, že není triviální určit vztah mezi rychlostí vývinu a hmotností a zkoumá různé pohledy na tento vztah.

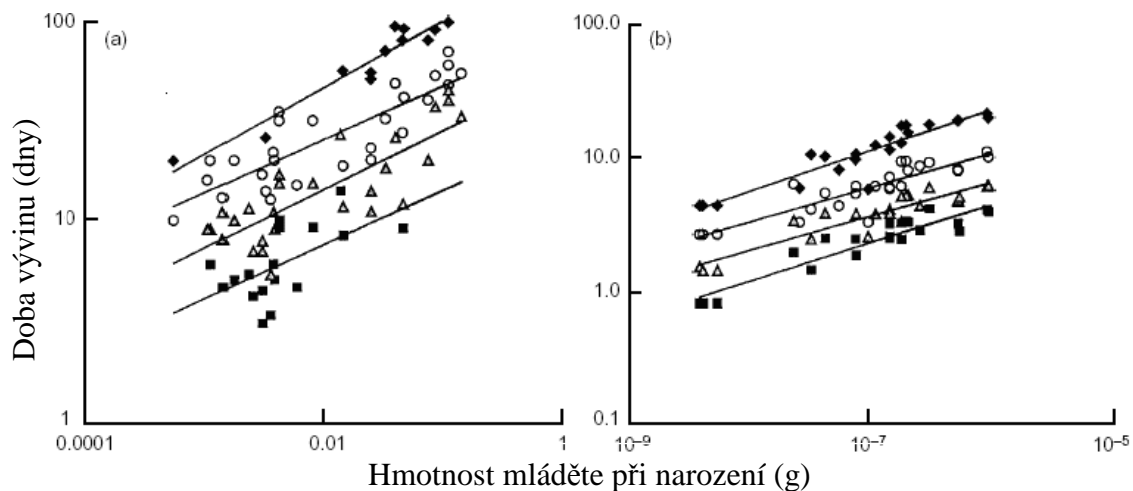
# 1. Teorie popisující vztah mezi dobou vývinu a hmotností

## 1.1 Metabolická teorie

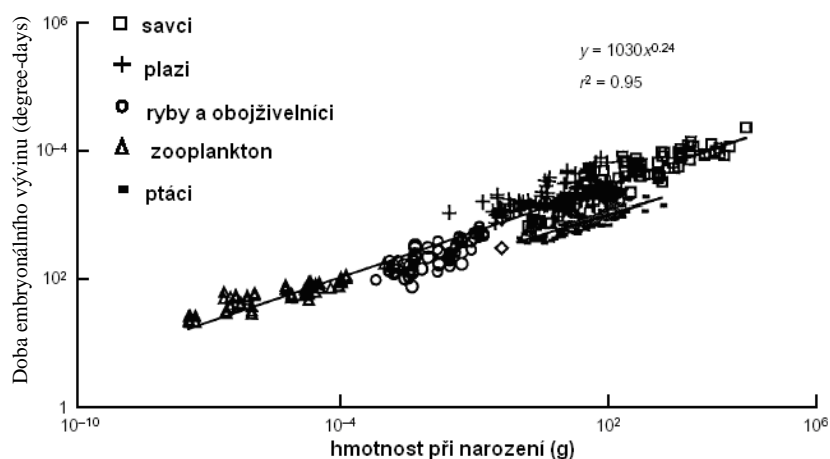
Gillooly a Dodson (2000) ve své ranější práci dokumentovali závislost doby vývinu na hmotnosti. Ve studii, která zahrnovala zástupce z mnoha skupin živočichů (zooplankton, ryby a obojživelníky, plazy, ptáky a savce, vyvíjející se v různých teplotách) odhadli vztah mezi dobou embryonálního vývinu (EDT) v tzv. degree days, ale neuvěřili, jakou teplotu brali jako základ pro počítání degree days a HM – hmotností při narození či vylíhnutí. Bez ptáků, kteří se v závislosti značně lišili byl odhadnutý vztah  $EDT = 1030 \cdot (HM)^{0,24}$ .

Potvrzují pozitivní vztah mezi velikostí vejce, potažmo velikosti mláděte při narození a dobou vývinu, jak je patrné z grafu na obr. 2. Tento vztah platil i při zkoumání na nižší taxonomické úrovni u ryb a obojživelníků, viz graf na obr. 1. Od obecného schématu se výrazně se odlišovali jen šupinatí, kteří mají delší očekávanou dobu vývinu, a ptáci, mající naopak kratší dobu.

Tato studie má kvůli velkému rozsahu skupin i chyby dané nedostatkem a nedostupností některých důležitých údajů. U vejcorodých druhů byla hmotnost mláděte při vylíhnutí odhadována z hmotnosti vejce. U zooplanktonu, ryb a obojživelníků byla často hmotnost vejce počítána z poloměru vejce a předpokládané hustoty  $1 \text{ g} / \text{cm}^3$ .



Obr. 1 Doby vývinu proti hmotnosti mláděte při narození/vylíhnutí pro a) ryby a obojživelníky b) zooplankton inkubovaný ve čtyřech konstantních teplotách (♦ 5 °C, ○ 10 °C, △ 15 °C, ■ 20 °C) Podle Gillooly a Dodson 2000.



Obr. 2 Doba inkubace proti počáteční hmotnosti vejce. Přímký ukazují regresi pro všechny živočichy a také individuálně pro jednotlivé skupiny. Podle Gillooly a Dodson 2000.

Gillooly a kol. (2008) zpřesnili vztah mezi dobou vývinu a hmotností, protože počítali již s tím, že rychlost vývinu s teplotou neroste lineárně. Pokusili se také srovnat pouze potenciálně homologická stádia: vztah mezi teplotou a dobou vývinu zkoumali do prvního úderu srdce daného organismu (neuvažovali však, že ve vývinu srdce také může docházet k heterochronii). Na základě metabolické teorie ekologie usoudili, že doba potřebná k dosažení určité vývojové stadia je určena metabolismem závislým na velikosti těla a teplotě.

Odvodili obecnou rovnici popisující dobu potřebnou k dosažení určité vývojové fáze (i):

$$\tau_i = (4E_m/b_0) (m_i/\delta_i)^{0,25} \ln [1-(m_c/M)^{0,25}/1-\delta_i^{0,25}] e^{-E/kT} \approx (4E_m/b_0) m_i^{0,25} e^{-E/kT}$$

$\tau_i$  je čas potřebný k dosažení stádia i (s),  $E_m$  je energie vydaná na produkci biomasy  $J g^{-1}$ ,  $b_0$  je normalizační konstanta nezávislá na velikosti těla a teplotě ( $W g^{-0,25}$ ),  $M$  je hmotnost dospělého (g),  $m_i$  je hmotnost embrya ve fázi i (g),  $\delta_i$  je poměr hmotnosti embrya ku hmotnosti v dospělosti =  $m_i/M$ ,  $m_c$  je hmotnost embrya při oplodnění (g),  $E$  je aktivační energie respiračního komplexu (zhruba 65 eV),  $T$  je teplota těla (K),  $k$  je Boltzmanova konstanta ( $8,62 \cdot 10^{-5} eV K^{-1}$ ).

Podle této teorie by tedy měla doba vývinu růst s hmotností těla po odfiltrování vlivu velikosti a teploty (podle Boltzmann-Arrheniova principu) u všech živočichů stejně. Gillooly a kol. (2008) testovali tento teoretický vztah na datech pro nejrůznější vejcorodé živočichy a



na velkých taxonomických škálách našli vztah zhruba odpovídající jejich teoretické predikci, avšak s poměrně velkým rozptylem kolem predikované závislosti.

## 1.2 Alternativní teorie

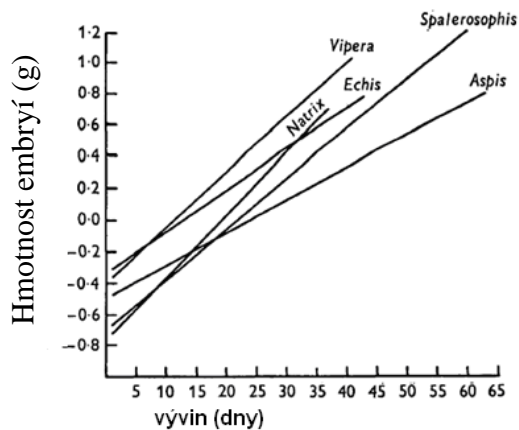
Z výše uvedených studií vyplývá, že alespoň na velkých taxonomických škálách existuje pozitivní vztah mezi dobou vývinu a velikostí vejce, což by nasvědčovalo, že rychlost růstu i rychlost vývinu jsou do jisté míry kauzálně spojeny (zastánci metabolické teorie ekologie tvrdí, že přes společnou závislost na metabolismu (Gillooly a kol. 2008)). Rychlost růstu a rychlost vývoje mohou být ale odlišné u různých druhů i na vnitrodruhové úrovni. Např. Van der Have a De Jong (1996) upozorňují, že vývin a růst jsou dva odlišné děje, protože vývin se děje především diferenciací či migrací buněk, zatímco růst jejich zvětšováním či zvyšováním jejich počtu.

Pro upřesnění, pro svoji práci definují rychlost vývinu jako  $1/\text{doba vývinu}$  ( $\text{den}^{-1}$ ) a rychlost růstu jako hmotnost na konci sledovaného intervalu, tedy při líhnutí, minus hmotnost na začátku sledovaného intervalu, při snesení / délka intervalu ( $\text{g}/\text{den}$ ).

Práce Nijhouta a kol. (2010) u modelového motýla *Manduca sexta* dokládá, že rychlost vývinu a rychlost růstu (potažmo dosažení určité konečné velikosti) se mění do určité míry nezávisle. U housenek tohoto druhu byly přesně prozkoumány faktory ovlivňující růst a vývin během posledního larválního stádia, kdy dochází k maximálnímu růstu. Pokračování v růstu a doba vývinu závisí na třech stejných kontrolních bodech. Jsou to 1) kritická hmotnost housenky nutná pro započetí metamorfózy, bez jejíhož dosažení pokračuje trvání stávajícího stádia, 2) doba od dosažení kritické hmotnosti potřebná ke kompletnímu vymizení juvenilního hormonu, potřebné k zahájení metamorfózy, 3) k přechodu do dalšího stádia jsou potřebné nezbytné hladiny hormonů během otevření fotoperiodické brány (jen určitá část dne), pokud hladiny nejsou patřičné během této periody, růst i vývin se prodlužují o jeden den. Růst a vývin tedy závisejí na stejných třech parametrech, ale každý jinak. Celkový vztah přes veškerou variabilitu pozorovanou u housenek motýla mezi dobou vývinu a konečnou hmotností je sice pozitivní, v menším měřítku se ale růst a vývin mohou měnit nezávisle, někdy mezi oběma veličinami může být vztah dokonce i negativní.

Ačkoliv neznáme u plazů přesný model, který by popisoval rychlost růstu a vývinu tak, jako je tomu u housenek *Manduca sexta* (Nijhout a kol. 2010), existují doklady i u plazů, že rychlosti růstu a vývinu se mohou mezi druhy měnit nezávisle. Např. Dmi'el (1970) zkoumal rychlosti růstu během embryonálního vývinu na hadech ze dvou čeledí. Srovnal

dobu vývinu a přírůstky hmotnosti u embryí druhů *Natrix tessellata* a *Spalerosophis cliffordi* (Colubridae), *Vipera xanthina palaestinae*, *Echis colorata* a *Aspis cerastes* (Viperidae). Rozdíly mezi rychlostmi růstu jsou patrné mezi čeleděmi a mezi jednotlivými druhy. Colubridae, které mají nejmenší embrya, mají nejrychlejší růst, zatímco větší Viperidae rostou pomaleji.



Obr. 3 Hmotnost hadích embryí během inkubace. Úsečky vyneseny metodou nejmenších čtverců, hodnoty hmotnosti v obecném logaritmu. Podle Dmi'el 1970.

Z malého počtu údajů lze jen těžko vyvozovat obecný vztah, je ale zcela jasné, že všichni plazi nemají jednoznačný vztah mezi rychlostí embryonálního růstu a vývinu, natož aby měli stejné rychlosti růstu během embryonálního vývinu, a tedy vztah mezi velikostí vejce a dobou vývinu je komplikovanější než se zprvu může zdát.

## 2. Obecné komplikace testování vztahu mezi velikostí vejce a dobou vývinu

Vztah mezi velikostí vejce a dobou vývinu byl u plazů testován na mezidruhové i vnitrodruhové úrovni. Obě však mají své charakteristické komplikace. V následujících kapitolách jsou tyto problémy diskutovány.

### 2.1 Komplikace při mezidruhovém srovnání

#### 2.1.1 Homologie stádií

U plazů se vejce nejdříve vyvíjí v těle samice při určité teplotě, avšak doba zadržování vejce se liší (Andrews v Deeming 2004). Proto pokud chceme správně prozkoumat vztah mezi dobou vývinu a hmotností vejce, měla by být počítána celková doba inkubace ideálně od oplození po dosažení určitého jasně homologického stádia. Obecně platí, že želvy a krokodýli snášejí vejce ve stádiu gastruly či neuruly, zatímco šupinatí v pozdějších stádiích vývoje (Andrews v Deeming 2004), ale stádium při snesení se může měnit i mezi blízce příbuznými druhy. Navíc je nutno si uvědomit, že druhy se mohou značně lišit nejen ve stádiu při snesení, ale i při vylíhnutí, což opět komplikuje srovnatelnost dob inkubace mezi všemi živočichy. Například Deeming a kol. (2006) potvrdil, že druhy ptáků s altriciálními mláďaty mají kratší dobu vývinu než živočichové prekociální.

Komplikaci způsobenou nehomologií stádií při narození, která může značně ovlivnit zkoumaný vztah, autoři velkých mezidruhových studií (např. Deeming a kol. (2006) a Gillooly a Dodson (2000)) zanedbávají. Například Gillooly a Dodson (2000) ve své mezidruhové studii nezmiňují ani to, že doba vývinu pro vejcorodé živočichy, tzn. od snesení vejce do vylíhnutí, není srovnatelná s dobou vývinu u živorodých od oplození do narození a srovnává tak dva odlišné parametry.

Požadavek na srovnávání pouze homologických stádií může komplikovat také přítomnost diapauzy. Ta se vyskytuje například u želv žijících v sezónním podnebí deštných pralesů (např. *Elseya dentata* (Kennett 1999)) nebo u chameleónů rodů *Chamaeleo* a *Furcifer* (Nečas v Andrews a Donoghue 2004). Například embrya druhu *Chamaeleo calyptratus* diapauzují kolem 40 - 50 dní ve stavu gastruly, což je zhruba třetina z jejich celkové doby vývinu Andrews a Donoghue (2004). Při mezidruhovém srovnání dob vývinu v závislosti na

velikosti vejce je nutno u diapauzujících druhů odečíst dobu diapauzy od celkové doby vývinu.

## 2.1.2 Závislost doby vývinu na teplotě

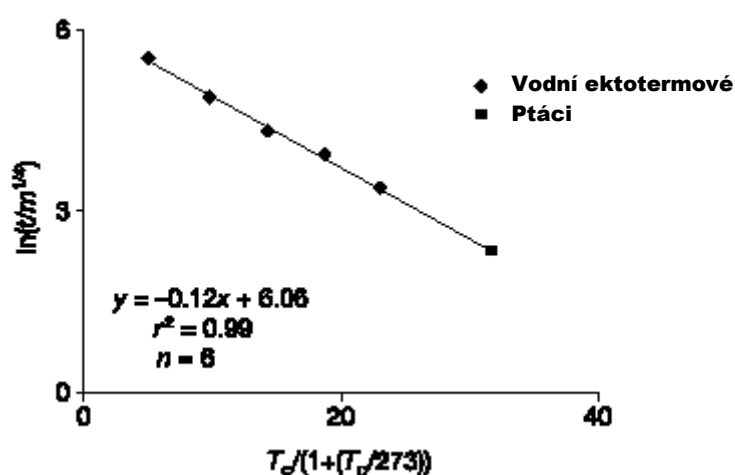
Ze všech dosavadních studií vyplývá, že teplota nejspíše nejvíce ovlivňuje rychlost vývinu. Např. u gekončíka *Eublepharis macularius* trvala doba vývinu ve 26 °C 72 dnů a ve 31,5 °C pouhých 38 dní (Viets a kol. 1993). Proto autoři mezidruhových studií závislosti doby vývinu na hmotnosti vejce berou teplotu zpravidla v potaz a snaží se ji nějakým způsobem odfiltrovat.

Například Gillooly a kol. (2002) odfiltroval vliv teploty pomocí předpokládané závislosti podle reakční kinetiky v rámci metabolické teorie ekologie (Brown a kol. 2004). Před mezidruhovým srovnáním normoval data z různých teplot na jednu teplotu (a odfiltroval hmotnost). Předpokládal obecný vztah pro vyjádření závislosti doby vývinu  $t$  (s) na teplotě, při teplotě vývinu  $T_c$  (°C) a tělesné hmotnosti  $m$  (g):

$$\frac{t}{m^{1/4}} = \frac{4}{[a(T_0)e^{(E/kT_0^2)(T_c/(1+T_c/T_0))}]}$$

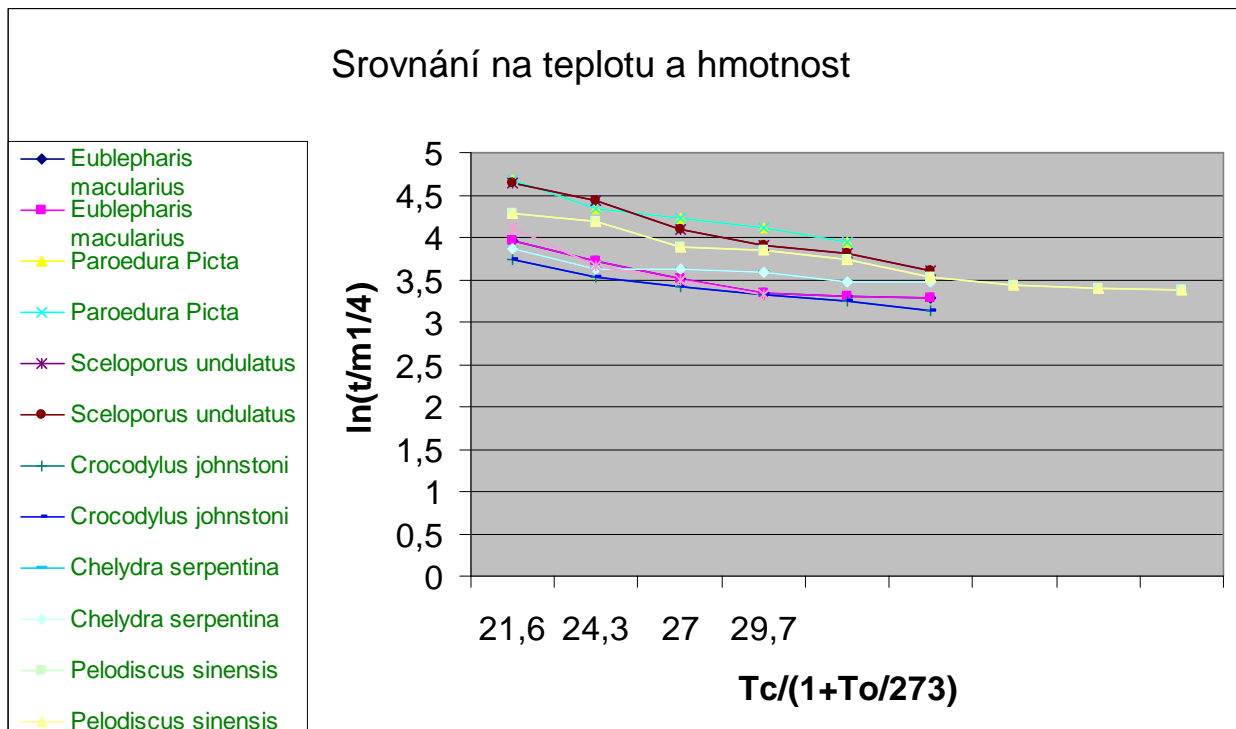
$T_0 = 273,15$  K, a je parametr založený na základních vlastnostech buněk,  $E$  je průměrná aktivační energie potřebná k proběhnutí reakce (J).

Po úpravách dává závislost predikci, že po znormování na stejnou teplotu a odfiltrování vlivu hmotnosti by měly všechny body ležet na stejné přímce se sklonem  $\alpha = E / kT_0^2$  a průsečíkem s osou  $y$ :  $y_{\text{int}} = \ln 4 / [a(T_0)]$ . Autoři tento vztah podpořili daty pro ryby, obojživelníky, zooplankton a vodní hmyz a ptáky, viz obr. 4. Při mezidruhovém srovnání měli pro daný druh data většinou jen za jedné určité teploty.



Obr. 4 Efekt inkubační teploty na dobu vývinu při zohlednění hmotnosti pro vodní ektotermové a ptáky. Rozmezí teplot bylo pro ptáky 5 °C – 36 °C, pro vodní ektotermové 5 °C – 25 °C. Podle Gillooly a kol. 2002.

Pokusila jsem se testovat tuto predikci jiným přístupem. Provedla jsem jimi doporučené „normování“ na teplotu a hmotnost na literárních datech pro různé druhy plazů inkubovaných při několika různých konstantních teplotách. Výsledek (obr. 5) ukázal, že závislost v rámci mnoha druhů je jasně nelineární, a zároveň, že druhy po normování jednoznačně neleží na stejné přímce. Zdá se tedy, že odfiltrování teploty založené na předpokladu reakční kinetiky může do vztahu mezi hmotností a dobou vývinu vnášet chyby.



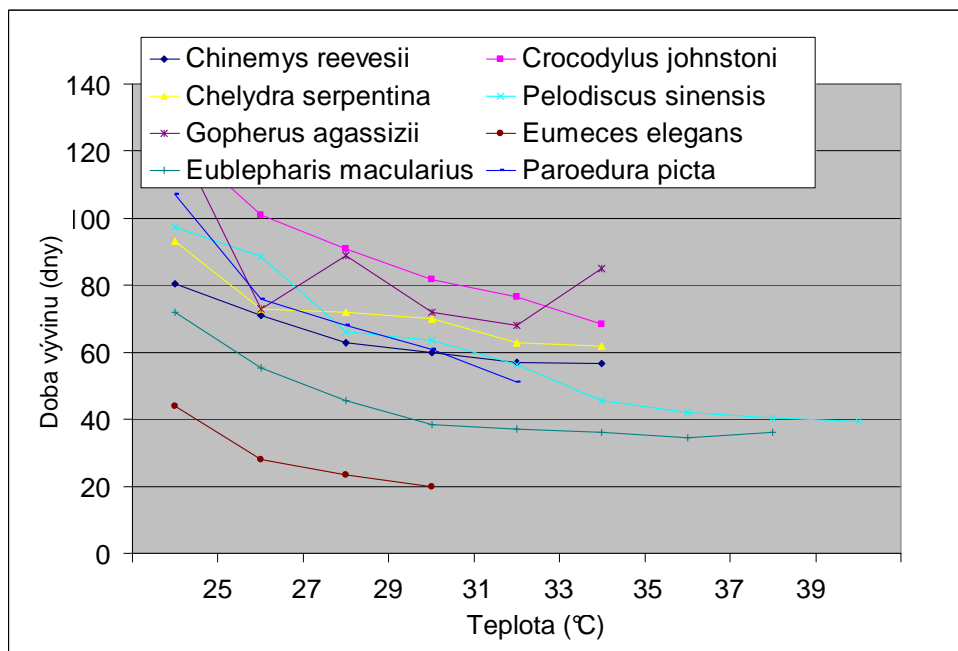
Obr. 5 První linie pro každý druh je normovaná na 28 °C, druhá na 30 °C. Data pro *Eublepharis macularius*, (Viets a kol. 1993), *Paroedura picta* (Starostová, Kubička, Kratochvíl, nepublikováno), *Chelydra serpentina* (Yntema 1978), *Crocodylus johnstoni* (Whitehead a kol. 1990) a (Whitehead a Seymour 1990), *Sceloporus undulatus* (Andrews a kol. 2000), *Pelodiscus sinensis* (Du a Ji 2003).

Deeming a kol. (2006) se pokusil u plazů kontrolovat efekt teploty vybráním dat z užšího rozmezí teplot inkubace 28,5 °C – 32 °C a dál už se teplotu nepokusil nijak kontrolovat. Jeho rozmezí teplot je ale obrovské a v rámci něj dochází k velkým změnám v době inkubac. Např. u *Alligator mississippiensis* je doba inkubace při 29 °C 84 dní, při 31 °C 71 dní a při 32 °C již jen 66 dní, což je již velký rozptyl (Allsteadt a Lang 1995). A u *Crocodylus johnstoni*, který má podobně těžká vejce, trvá inkubace ve 29 °C 100,9 dní; 91 dní ve 30 °C; 81,6 dní ve 31 °C a 76,4 ve 32 °C. Přičemž podle vztahu (Deeminga a kol.

2006)  $I_p = 48,53 IEM^{0,138}$ , kde  $I_p$  je doba od snesení vejce do vylíhnutí mláděte a IEM je hmotnost vajíčka po snesení, by měly oba druhy mít dobu vývinu 88,2, respektive 88,4 dní. Tím, že je rozmezí teplot tak velké, může vznikat zavádějící pozitivní korelace mezi hmotnostmi vajec a dobou inkubace, protože někteří malí ještěři potřebují ke svému vývinu nižší teplotu (např. někteří gekoni (Kratochvíl, osobní sdělení)) než velcí plazi jako krokodýli (Whitehead a Seymour 1990) či varani (Philips a Packard 1994).

Deeming a kol. (2006) vůbec nekontrolovali teplotu během inkubace u ptáků, protože počítali s tím, že ptáci inkubovali vejce ve stejných teplotách. Avšak doba inkubace je například závislá na teplotách hnízd Ar a Sidis 2002 v Deeming a kol. (2006), nehledě na možné rozdíly v inkubačním chování a teplotě těla mezi druhy.

Vztah mezi dobou vývinu a teplotou pro všechny plazy nebyl dosud správně popsán. Nejlépe jej nastiňuje obr. 6., kde je z mnoha sesbíraných literárních dat patrné, že při vysokých teplotách inkubace již doba vývinu dále neklesá, případně dokonce roste. Dále můžeme vidět, že u různých druhů se závislost liší tvarem i rozsahem životaschopných teplot. Navíc mezi druhy může docházet i k interakci teplota x doba vývinu (srv. hodnoty např. u *Chelydra serpentina* a *Paroedura picta* ve 24 °C a 30 °C), což komplikuje jednoznačnou cestu, jak vliv teploty pro mezidruhové srovnání odfiltrovat.



Obr. 6 Závislost doby vývinu na teplotě.

Data pro *Chinemys reevesii* (Du a kol. 2007), *Chelydra serpentina* (Yntema 1978), *Gopherus agassizii* (Spotila a kol. 1994), *Eublepharis macularius* (Viets a kol. 1993), *Crocodylus johnstoni* (Whitehead a kol. 1990), (Whitehead a Seymour 1990), *Pelodiscus sinensis*, (Du a Ji 2003), *Eumeces elegans* (Du a kol. 2003), *Paroedura picta* (Starostová, Kubička a Kratochvíl nepublikovaná data).

Z výše uvedených údajů je patrné, že pro odfiltrování teploty nebyl doposud nalezen přesný vzorec a proto by mělo být hlavním předmětem budoucího bádání při zkoumání daného vztahu. Tento fakt sice zjednodušoval porovnání při jedné teplotě a zatím je tedy asi nejvhodnější řešení druhy srovnávat pokud možno při stejných teplotách, přestože může docházet k interakci.

### 2.1.3 Složení vejce

Při výpočtu doby inkubace se v některých pracích (např. Gillooly a Dodson (2000)) používá hmotnost vejce při snesení (IEM), ta však nemusí být u všech druhů ve stejném vztahu s hmotností čerstvě vylíhlého mláděte (HM). Deeming a Birchard (2006) zjistili, že přes všechny plazy existuje mezi těmito dvěma veličinami alometrický vztah:  $HM = 0,949 IEM^{0,898}$ , v tomto vztahu však existují velké rozdíly mezi skupinami. To je dáno především tím, že šupinatí plazi s kožovitou skořápkou zvětšují hmotnost vejce během inkubace (přijímají vodu z okolního substrátu). Mají tedy vzhledem k hmotnosti vejce relativně větší mláďata než druhy s pevnou skořápkou. Např. *Lacerta lepida* s vejci s kožovitou skořápkou má hmotnost vylíhlého mláděte zhruba 75 % z celkové hmotnosti vejce, kdežto *Crocodylus johnstoni* s pevnou skořápkou jen 46 % z celkové hmotnosti vejce (Ar v Deeming 2004). Plazi s pevnou skořápkou vykazují izometrický vztah mezi HM a IEM.

Je tedy dosti sporné, jak definovat i tak zdánlivě jednoduchý parametr jakým je velikost vejce. Ideálním řešením by asi bylo znát přesné složení vejce při vylíhnutí, případně aspoň hmotnost jeho sušiny.

## 2.2 Komplikace při vnitrodruhovém srovnání

### 2.2.1 Vliv teploty na hmotnost vejce

Teplota u plazů může ovlivňovat hmotnost narozených mláďat, což může působit potíže při zkoumání vztahu mezi velikostí mláďate, dobou vývinu a teplotou. Mezi různými druhy plazů však neexistuje jednoznačný trend v závislosti velikosti mláďat na telotě inkubace.

Mláďata některých druhů vylíhlá z nižších teplot byla menší a nebo lehčí než ta z vyšších teplot, např. u scinka *Bassiana duperreyi* (Elphick a Shine 1998), želv *Chelydra serpentina* (Rhen a Lang 1999), (Steen 1998), (Wallace a kol. 2006), *Apalone mutica* (Janzen 1993) a *Pelodiscus sinensis* (Du a Ji 2003). Vysvětlení pro tento jev může být skutečnost, že vajíčka, která mají delší dobu inkubace při nižších teplotách, mají větší energetické náklady a tak i spotřebu žloutku (Miller a kol. 1987), což potvrzuje i práce (Gutzke a Packard 1987a), kde mláďata *Pituophis melanoleucus* z nižší teploty měla menší množství reziduálního žloutku než z vyšší. Avšak mnoho studií dokládá opačný jev, že větší a těžší mláďata se narodila z nižších inkubačních teplot: např. u varana *Varanus albigularis* (Philips a Packard 1994), želvy *Macrochelys temminckii* (Ligon a Loven 2009), ještěrky *Podarcis muralis* (Damme a kol. 1992), želv *Chinemys reevesii* (Du a kol. 2007), *Gopherus agassizii* (Spotila a kol. 1994) a *Emydoidea blandingii* (Gutzke a Packard 1987b). Rozdíl v hmotnostech ovlivněných teplotou může být i mezi populacemi jednoho druhu, např. (Goodman 2008) u *Anolis carolinensis*. Rozdíly mohou být způsobeny rozdílnou teplotně-závislou energetickou bilancí (náklady na růst či udržení tělesné integrity). Alternativně může být následkem rozdílného hospodaření (příjmu) vody, tomu ale odporuje, že vlivy pozorujeme nekonzistentně u vajec se skořápkou kožovitou i s relativně nepropustnou skořápkou vápenatou. Navíc například Booth (1998) experimentálně dokázal u želvy *Emydura signata*, že množství vody přijaté vajíčkem po dobu inkubace bylo podobné ve všech teplotních režimech. Mezi druhy se však množství přijaté vody může lišit.

Některé studie se zabývaly vlivem konstantní vs. fluktuující teploty. Z vajec z fluktuujících teplot se líhla mláďata s větší hmotností než z konstantních teplot u želvy *Pelodiscus sinensis* (Du a Ji 2003). Naopak (Du a kol. 2009), ve své studii uvedl, že jedinci želvy *Chinemys reevesii* z konstantních teploty byli větší a vážili více než z ti fluktuujících teplot, a to o přibližně 7 %, což vysvětluje model Sharp a DeMichele (1977) tím, že fluktuující teplota může dosahovat k extrémním hodnotám poškozujícími embrya.



### 2.2.2 Role vlhkosti v embryonálním vývinu

Dalším problémem při zkoumání vztahu v rámci druhu je vliv vlhkosti substrátu. Z vajec o stejné hmotnosti při snesení se líhnou mláďata s odlišnou hmotností s ohledem na vodní režim, ve kterém bylo vejce po dobu inkubace. Vejce některých druhů inkubovaná ve vlhčích substrátech jsou těžší a delší, např. u kajmanky *Chelydra serpentina* (Packard a kol. 1987), scinka *Bassiana duperreyi* (Flatt a kol. 2001), kožnatky *Trionyx spiniferus* (Packard a kol. 1979) či užovky *Pituophis melanoleucus* (Gutzke a Packard 1987a). U leguána zeleného (*Iguana iguana*) byl rozdíl v hmotnostech mezi nejsušším a nejvlhčím substrátem okolo celých 10 % (Phillips a kol. 1990)

Vlhkost substrátu má také vliv na délku inkubace. Delší doba inkubace byla zjištěna ve vlhčím prostředí, nejkratší v suchém, např. u kajmanky *Chelydra serpentina* (Packard a kol. 1987) či varana *Varanus albigularis* (Philips a Packard 1994). Vysvětlení pro tento jev může být takové, že ve vlhku (a vyšší teplotě) většina embryí nespotřebuje celý žloutkový váček, jak bylo doloženo právě u *Varanus albigularis* (Philips a Packard 1994).

### 2.2.3 Společné líhnutí

U některých druhů plazů bylo objeveno společné líhnutí, které také ovlivňuje délku vývinu. Například Spencer a kol. (2001) jej experimentálně dokázali, když vejce želvy *Emydura macquarii* inkubovaná v nižší teplotě přidali k vejcům inkubovaným ve vyšší teplotě, a ta se líhla o 5 dní dříve než vejce, která byla ponechaná celou dobu společně v nižší teplotě. Doba vývinu manipulovaných vajec byla asi o 6 % kratší. Tento faktor tedy pravděpodobně nezpůsobuje významné zkreslení dat.

### 3. Přehled studií

#### 3.1 Mezi druhové studie

Podrobnou analýzu vztahu mezi hmotností vejce a dobou vývinu pro plazy včetně ptáků provedli Deeming a kol. (2006). Jak jsem již kritizovala výše, u ptáků předpokládali stejnou teplotu inkubace a u plazů byl efekt teploty potlačen výběrem dat z rozmezí teplot inkubace 28,5 °C – 32 °C, což přináší problémy diskutované v kapitole 2.1.2 závislost doby vývinu na teplotě na str. 11.

Autoři očekávali mocninný vztah mezi dobou vývinu a hmotností vejce, proto data pro obě veličiny logaritmicky transformovali a pak spočítali koeficienty mocninné funkce pomocí lineární regresní analýzy transformovaných dat.

Pro 1525 druhů ptáků z 28 řádů při zanedbání potenciálně zavádějících vlivů fylogeneze odhadli vztah:  $I_p = 11,53 \text{ IEM}^{0,234}$  ( $se = 0,004$ ), kde  $I_p$  je doba od snesení vejce do vylíhnutí mláděte (dny) a IEM je hmotnost vejce při snesení (g) (obvykle se váží do 24 hodin po snesení). Vztah vysvětluje asi 70 % variability v dobách vývoje. Po kontrole metodou nezávislých kontrastů se vztah změnil na:  $I_p = \text{IEM}^{0,122}$ , přičemž tento vztah vysvětluje již jen 20,5 % variability.

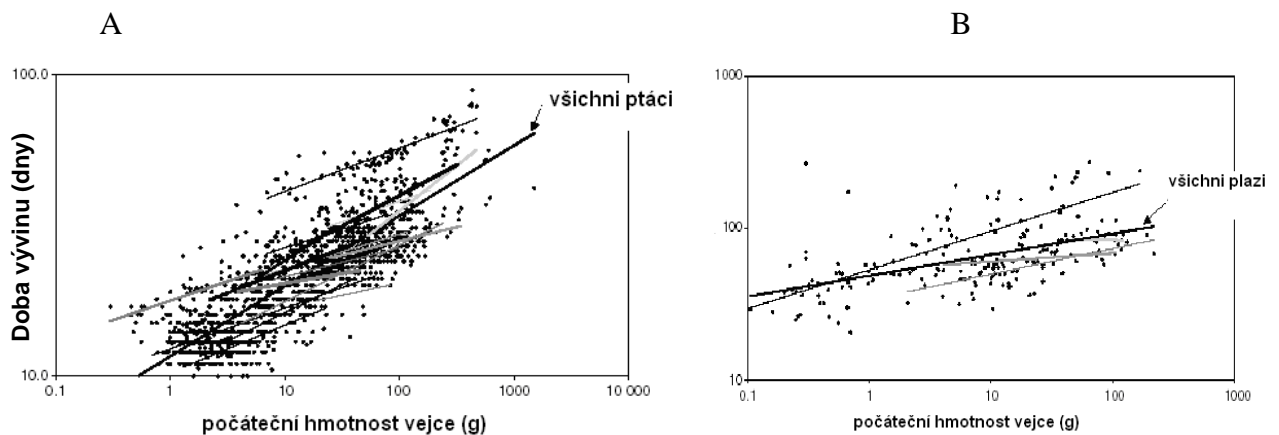
Pokles vysvětlené variability může znamenat buď, že se variabilita ztratila kvůli odfiltrování efektu fylogeneze (a ta vysvětluje většinu variability), případně vztah nemusí odpovídat navržené mocninné funkci. Bohužel autoři neposkytují taková data, která by umožnila vztahy přepočítat a tedy i ověřit daný vztah.

Pro velký vliv fylogeneze však hovoří značné odlišnosti ve vztahu mezi řády ptáků i mezi čeleděmi v rámci řádů. Autoři usuzují, že vyšší exponenty kolem 0,25, které byly uváděny ve starších studiích jsou silně nadhodnoceny a zkresleny zanedbáním vlivu fylogeneze.

Pro 201 druhů plazů odhadli vztah mezi hmotností vejce a dobou vývinu  $I_p = 48,53 \text{ IEM}^{0,138}$ . Tento vztah je mezi řády plazů značně odlišný. Na délku vývinu má IEM u krokodýlů jen malý vliv, želvy mají také menší exponent než všichni plazi dohromady. Hadí mají o něco větší a ještě větší výrazně větší exponent než společný exponent pro všechny plazy. Ještěři mají navzdory podobnosti s hadími vejci a fylogenetickým vztahům (hadí jsou vnitřní skupinou ještěřů) nejdelší doby inkubace mezi plazy a ptáky a  $I_p$  hodně závisí na IEM.

Pro 114 druhů po odfiltrování vlivu fylogeneze pomocí metody nezávislých kontrastů vyšel opět odlišný vztah:  $I_p = IEM^{0,185}$ . Tento vztah vysvětloval opět méně variability, a to zhruba 42 %.

Tato mezidruhová studie sice potvrzuje pozitivní vztah mezi hmotností vejce a dobou vývinu na velkých taxonomických škálách viz obr. 7, avšak mimo pochybně odfiltrovaný vliv teploty autoři zanedbali i efekt různých vývojových stádiích např. při snesení vejce (viz kapitola 2.1.1, str. 10) a špatně odfiltrovali teplotu (viz kapitola 2.1.2, str. 11) a také kvůli tomu jsou výsledky zkreslené.



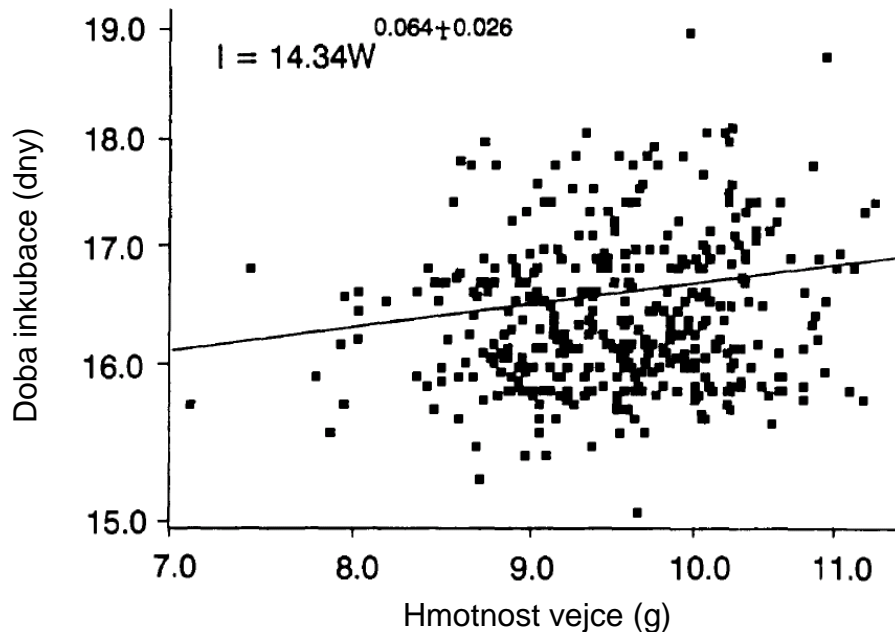
Obr. 7 Závislost doby vývinu na počáteční hmotnosti vejce, A) u ptáků B) u plazů. Podle Deeming a kol. (2006).

Mezidruhovou studii na užší taxonomické škále provedl Demarco (1992) u leguánů rodu *Sceloporus*. Prokázal, že čtyři druhy tohoto rodu (*Sceloporus woodi*, *S. virgatus*, *S. scalaris*, kteří jsou vejcorodí a *S. jarrovi*, který je živorodý) se neliší celkovou dobou vývinu (tzn. od oplození vejce po vylíhnutí, přestože se výrazně liší v hmotnosti mláďat, není žádná závislost. Práce dále dokázala, že celková doba inkubace klesá s delším zadržováním vajec v těle. Experimentátor zavádějící vliv teploty eliminoval umístěním oplodněných samice a vajec po snesení do konstantní teploty 30 °C.

### 3.2 Vnitrodruhové studie

Pokud zkoumáme vztah doby vývinu a hmotnosti na vnitrodruhové úrovni, je zde poměrně malá variabilita způsobená malým rozsahem velikostí vajec v rámci druhu a tedy i menší šance najít nějaký statisticky signifikantní vztah.

Doba vývinu u některých druhů byla ovlivněna hmotností vejce a to tak, že mláďata z větších vajec měla inkubační dobu delší a mláďata z nich vylíhla byla větší. Pozitivní vztah mezi dobou inkubace a hmotností vejce byl například prokázán u kajmanky *Chelydra serpentina*, (na velmi malém  $n = 10$ ) Packard (1987), kožnatky *Apalone mutica* ( $n = 151$ ,  $P < 0.01$ ) (Janzen 2003), či u japonských křepelek *Coturnix japonica* (Martin a Arnold 1991).



Obr. 8 Alometrický vztah mezi dobou inkubace a hmotností vejce u vajec *Coturnix japonica*.

Naopak jiné vnitrodruhové příklady naznačují, že doba vývinu nekoreluje s velikostí vejce a to i u velkých vzorků, např. u scinka *Eumeces elegans* ( $n = 76$ ) (Du a kol. 2003), kožnatky *Pelodiscus sinensis* ( $n = 391$ ). (Du a Ji 2003), kožnatky *Apalone mutica* ( $n = 70$ ) (Janzen 1993) a želvy *Emydoidea blandingii* (Gutzke a Packard 1987 a). Vnitrodruhová data tedy nenaznačují, že mezi hmotností vejce a dobou vývinu by byl nějaký silný jednoznačný vztah.

## Závěr

Intuitivní myšlenku trade-off mezi rychlostí vývinu a hmotností vejce vyvrací fakt, že rychlost růstu během embryonálního vývinu se může do značné míry měnit v evoluci nezávisle na rychlosti vývinu. Je zcela jednoznačné, že všichni plazi nemají stejné rychlosti růstu během embryogeneze, a tedy vztah mezi velikostí vejce a dobou vývinu je komplikovanější než se zprvu může zdát.

Pozitivní vztah mezi dobou vývinu a hmotností vejce na vnitrodruhové úrovni nebyl u plazů jednoznačně prokázán. Výsledky jsou nejednoznačné, buď vychází pouze slabá pozitivní korelace, nebo spolu obě veličiny vůbec nekorelují. Vnitrodruhové studie však kvůli malé variabilitě neposkytují věrohodný zdroj pro zkoumání závislosti mezi dobou vývinu a velikostí.

Mezidruhové srovnání na velkých taxonomických škálách u plazů a ptáků ukazují pozitivní korelaci mezi hmotností a dobou vývinu, vztah je však značně neuniformní, vykazuje velmi silnou fylogenetickou závislost. Mezidruhová srovnání však mají také mnoho komplikací. Jednak jsou data brána z různých zdrojů, a tedy jsou různě věrohodná, mají odlišný počet testovaných jedinců a hlavně se liší podmínkami inkubace – vlhkostí, substrátem, rozptylem teplot apod. a problémem porovnávání nehomologických stádií mezi druhy, což vnáší do srovnání zásadní chyby. Především vliv teploty je velmi silný a je velmi složité jej odfiltrovat. Nejlepším řešením je patrně zkoumat závislost mezi hmotností vejce a dobou vývinu mezi druhy z dat při jedné teplotě, ale i zde existuje nebezpečí, že jednotlivé srovnávané druhy mají různou závislost doby vývinu na teplotě a daná teplota nemusí být pro všechny druhy optimální. Data pro mezidruhové srovnání mohou být navíc zkresleny faktory jako je diapauza, společné líhnutí, odlišné složení sneseného vejce (a tedy neporovnatelnost hmotností vajec) a tedy různý příjem vody během embryonálního vývinu. Závěry velkých mezidruhových srovnání je tedy třeba brát se značnou rezervou.

Proto se nabízí myšlenka zkoumat vztah mezi blízce příbuznými druhy s podobnou reprodukční biologii, u nichž se zvýší variabilita oproti vnitrodruhovým studiím a sníží se riziko chyb spojených s hromadnými mezidruhovými testy. Tímto srovnáním se budu zabývat ve své diplomové práci, a to u blízce příbuzných druhů gekonů dvou fylogenetických linií.

## Seznam literatury

Allsteadt J., Lang J. W. (1995): Incubation temperature affects body size and energy reserves of hatchling american alligators (*Alligator mississippiensis*), *Physiological Zoology* 68, 76–97

Andrews R. M., Donoghue S. (2004): Effects of temperature and moisture on embryonic diapause of the veiled chameleon (*Chamaeleo calyptratus*), *Journal of Experimental Zoology* 301A, 629–635

Andrews R. M., Mathies T., Warner D. A. (2000): Effect of incubation temperature on morphology, growth, and survival of juvenile *Sceloporus undulatus*, *Herpetological Monographs* 14, 420–431

Andrews R. M.: Patterns of embryonic development, v *Reptilian incubation: Environment, Evolution and Behaviour*, Deeming D. C., Nottingham University Press (2004) 79 – 102

Ar A., Belinski A., Dmiel R., Ackerman R. A.: Energy and Utilization, v *Reptilian incubation: Environment, Evolution and Behaviour*, Deeming D. C., Nottingham University Press (2004) 140 – 155

Ar A. a Sidis Y.: Nest microclimate during incubation, v *Avian incubation: Behaviour, Environment and Evolution*, Deeming D. C. (Ed.), Oxford: Oxford University Press (2002) 143 – 160

Booth D.T. (1998): Incubation of turtle eggs at different temperatures: Do embryos compensate for temperature during development? *Physiological Zoology* 71, 23–26

Braña F. a Ji X. (2000): Influence of incubation temperature on morphology, locomotor performance, and early growth of hatchling wall lizards (*Podarcis muralis*), *Journal of experimental zoology* 286, 422–433

Brown J. H., Gillooly J. F., Allen A. P., Sabate V. M., West G. B. (2004): Toward a Metabolic Theory of Ecology, *Ecology* 85, 1771–1789

Damme R. V., Bauwens D., Braña F., Verheyen R. F (1992): Incubation temperature differentially affects hatching time, egg survival, and hatchling performance in the lizard *Podarcis muralis*, *Herpetologica* 48, 220–228

Deeming D. C., Birchard G. F., Crafer R., Eady P. E. (2006): Egg mass and incubation period allometry in birds and reptiles: effect of phylogeny, *Journal of Zoology* 207, 209–218

Deeming D. C. a Birchard G. F. (2006): Allometry of egg and hatchling mass in birds and reptiles: roles of development maturity, eggshell structure and phylogeny, *Journal of Zoology* 271, 78–87

DeMarco V. (1992): Embryonic development times and egg retention in four species of Sceloporine lizards, *Functional Ecology* 6, 436–444

Dmi'el R. (1970): Growth and metabolism in snake embryos, *Journal of Embryology and Experimental Morphology* 23, 761–772

Du W., Hu L., Lu J., Zhu L. (2007): Effects of incubation temperature on embryonic development rate, sex ratio and post-hatching growth in the Chinese three-keeled pond turtle, *Chinemys reevesii*, *Aquaculture* 272, 747–753

Du W. a Ji X. (2003): The effects of incubation thermal environments on size, locomotor performance and early growth of hatchling soft-shelled turtles, *Pelodiscus sinensis*, *Journal of Thermal Biology* 28, 279–286

Du W., Shou L., Liu J. (2003): The effect of incubation temperature on egg survival, hatchling traits and embryonic use of energy in the blue-tailed skink, *Eumeces elegans*, *Animal Biology* 53, 27–36

Elphick M. J. a Shine R. (1998): Longterm effects of incubation temperatures on the morphology and locomotor performance of hatchling lizards (*Bassiana duperreyi*, Scincidae), *Biological Journal of the Linnean Society* 63, 429–447

Flatt T., Shine R., Borges-Landaez P. A., Downes S. J. (2001): Phenotypic variation in an oviparous montane lizard (*Bassiana duperreyi*): the effects of thermal and hydric incubation environments, *Biological Journal of the Linnean Society* 74, 339–350.

Gillooly J. F. a Dodson S. I. (2000): The relationship of neonate mass and incubation temperature to embryonic development time in a range of animal taxa, *Journal of Zoology* 251, 396–375

Gillooly J. F., Charnov E. L., West G. B., Savage V. M., Brown J. H. (2002): Effect of size and temperature on developmental time, *Nature* 417, 70–73

Gillooly J. F., Londoño G. A., Allen A. P. (2008): Energetic constraints on an early developmental stage: a comparative view, *Biology Letters* 4, 123–126

Goodman R. M. (2008): Latent effects of egg incubation temperature on growth, in the lizard *Anolis carolinensis*, *Journal of experimental Zoology* 309A, 525–533

Gutzke W. H. N. a Packard G. C., (1987a): Influence of the hydric and thermal environments on eggs and hatchlings of bull snakes *Pituophis melanoleucus*, *Physiological Zoology* 60, 9–17

Gutzke W. H. N. a Packard G. C., (1987b): The Influence of temperature on eggs and hatchlings of blanding's turtles, *Emydoidea Blandingii*, *Journal of Herpetology* 21, 161–163

Janzen F. J. (1993): The influence of incubation temperature and family on eggs, embryos, and hatchlings of the smooth softshell turtle (*Apalone mutica*), *Physiological zoology*, 66, 349–373

Kennett R. (1999): Reproduction of two species of freshwater turtle, *Chelodina*

*rugosa* and *Elseya dentata*, from the wet-dry tropics of northern Australia, The Zoological Society of London 247, 457–473

Ligon D. B. and Loven M. B. (2009): Temperature effects during early life stages of the alligator snapping turtle (*Macrochelys temminckii*), Chelonian conservation and biology 8(1), 74–83

Martin P. A. and Arnold T. W. (1991): Relationships among fresh mass, incubation time, and water loss in Japanese quail eggs, The Condor 93, 28–37

Miller K., Packard G. C., Packard M. J. (1987): Hydric conditions during incubation influence locomotor performance of hatchling snapping turtle, Journal of experimental Biology 127, 401–412

Nijhout H. F., Roff D. A., Davidowitz G. (2010), Conflicting processes in the evolution of body size and development time, Philosophical Transactions of Royal Society 365, 567–575

Nečas P. (1999): Chameleons: Nature's Hidden Jewels. Frankfurt am Main: Edition Chimaira.

Packard G. C., Taigen T. L., Boardman T. J., Packard M. J., Tracy C. R. (1979): Changes in mass of softshell turtle (*Trionyx spiniferus*) eggs incubated on substrates differing in water potential, Herpetologica 35, 78–86

Packard G. C., Packard M. J., Miller K., Boardman T. J. (1987): Influence of moisture, temperature, and substrate on snapping turtle eggs and embryo, Ecology 68, 983–993

Packard G. C., Packard M. J., Boardman T. J., Ashen M. D. (1981): Possible adaptive value of water exchanges in flexible-shelled eggs of turtle, Science, New Series, 213, 471–473

Phillips J. A., Garel A., Packard G. C., Packard M. J. (1990): Influence of moisture and temperature on eggs and embryos of green iguanas (*Iguana iguana*), Herpetologica 46, 238–245

Philips J. A., Packard G. C. (1994): Influence of temperature and moisture on eggs and embryos of the whitethroated savanna monitor *Varanus albigularis*: Implications for conservation, Biological Conservation 69, 131–136

Rhen T. and Lang J. W. (1999): Incubation temperature and sex affect mass and energy reserves of hatchling snapping turtles, *Chelydra serpentina*, Oikos 86, 311–319

Roff D. A. 2000: Trade-offs between growth and reproduction: an analysis of the quantitative genetic evidence Journal of Evolutionary Biology 13, 434–445

Sharpe P. J. H., DeMichele D. W. (1977): Reaction kinetics of poikilotherm development, Journal of Theoretical Biology 64, 649–670



Spencer R., Thompson M. B., Banks P. B. (2001): Hatch or wait? A dilemma in reptilian incubation, *Oikos* 93, 401–406

Spotila J. R., Zimmermann L. C., Binckley Ch. A., Grumbles J. S., Rostal D. C., Albert List, Beyer E. C., Philips K. M., Kemp S. J., (1994): Effects of incubation conditions on sex determination, hatching success, and growth of hatchling desert tortoises, *Gopherus agassizii*, *Herpetological monographs* 8, 103–116

Steen S. (1998): Embryonic temperature influences juvenile temperature choice and growth rate in snapping turtles *Chelydra Serpentina*, *The Journal of experimental biology* 201, 439–449

Van der Have, T. M. & de Jong, G. 1996 Adult size in ectotherms: temperature effects on growth and differentiation. *Journal of Theoretical Biology* 183, 329–340

Viets B. E. Tousignant A., Ewert M. A., Nelson C. E., Crews D. (1993): Temperature-Dependent Sex Determination in the Leopard Gecko, *Eublepharis macularius*, *The journal of experimental zoology* 265, 579–683

Wallace B. P., Sotherland P. R., Tomillo P. S., Bouchard S. S., Reina R. D., Spotila J. R., Paladino F. V. (2006): Egg components, egg size, and hatchling size in leatherback turtles, *Comparative Biochemistry and Physiology* 145, 524–532

Whitehead P. J., Seymour R. S., Webb G. J. (1992): Energetics of development of embryos of the Australian freshwater crocodile, *Crocodylus johnstoni*: Relation to duration of incubation, *Physiological Zoology* 65, 360–378

Whitehead P. J., Webb G. J., Seymour R. S. (1990): Effect of Incubation Temperature on Development of *Crocodylus johnstoni* Embryos, *Physiological Zoology* 63, 949–964

Whitehead P.J. , Seymour R. S., (1990), Patterns of metabolic rate in embryonic crocodylians *Crocodylus johnstoni* and *Crocodylus porosus*, *Physiological Zoology*, 63, 334–352

Yntema C. L. (1978): Incubation times for eggs of the turtle *Chelydra serpentina* (Testudines: Chelydridae) at various temperatures, *Herpetologica* 34, 274–277