

**Česká zemědělská univerzita v Praze**

**Fakulta agrobiologie, potravinových a přírodních zdrojů**

**Katedra zoologie a rybářství**



**Fakulta agrobiologie,  
potravinových a přírodních zdrojů**

**Teplotní určení pohlaví u gekonů rodu *Rhacodactylus***

**Bakalářská práce**

**Michaela Králová**

**Speciální chovy**

**Mgr. Oldřich Kopecký, Ph.D.**

**© 2022 ČZU v Praze**

## Čestné prohlášení

Prohlašuji, že svou bakalářskou práci "Teplotní určení pohlaví u gekonů rodu *Rhacodactylus*" jsem vypracovala samostatně pod vedením vedoucího bakalářské práce a s použitím odborné literatury a dalších informačních zdrojů, které jsou citovány v práci a uvedeny v seznamu literatury na konci práce. Jako autorka uvedené bakalářské práce dále prohlašuji, že jsem v souvislosti s jejím vytvořením neporušila autorská práva třetích osob.

V Praze dne 22.4.2022

---

## **Poděkování**

Ráda bych touto cestou poděkovala svému vedoucímu práce, Mgr. Oldřichu Kopeckému, Ph.D. za odborné připomínky, rady a pomoc se zpracováním výsledků bakalářské práce. Dále bych chtěla poděkovat prof. Mgr. Lukášovi Kratochvílovi, Ph.D. za možnost konzultace. Velké díky také patří mému terarijnímu vzoru, kolegovi a kamarádovi Janu Hříbalovi za zasvěcení do světa teraristiky. V neposlední řadě děkuji své rodině za trpělivost s mým koníčkem a za péči o chov v době mé nepřítomnosti.

# Teplotní určení pohlaví u gekonů rodu *Rhacodactylus*

## Souhrn

Velcí novokaledonští gekoni dříve spadající do jednoho rodu *Rhacodactylus* jsou dnes rozřazeni do několika odlišných rodů. I přes svou velkou oblibu v zájmových chovech je však okolo těchto gekonů stále mnoho neznámých. Mezi nejběžněji chovaný druh patří *Correlophus ciliatus* (českým názvem pagekon řasnatý), který je často k vidění u začínajících chovatelů, avšak svou oblibu neztrácí ani v teráriích zkušených teraristů. Díky své snadné reprodukci je ideálním druhem na pozorování, proto jsem pro svoji práci zvolila právě tento druh.

Plazi jsou skupinou, která vykazuje několik možných způsobů určování pohlaví u mláďat. Ve své práci se snažím alespoň částečně shrnout poznatky týkající se této problematiky a následně vyhodnocuji výsledky měření prováděné na vlastních chovných jedincích druhu *Correlophus ciliatus*. Zásadním zjištěním vyplývajícím z této práce je, že pohlaví mláďat závisí na čase sezóny, ve kterém byla nakladena vejce. Ukázalo se, že s blížícím se koncem sezóny se z vajíček líhli spíše samci. Důvodem zřejmě je, že samice líhnoucí se začátkem sezóny mají dostatek času na to dospět do fyzické dospělosti dříve, než samci dosáhnou pohlavní dospělosti.

Svou bakalářskou prací bych ráda vybídla k dalšímu a hlubšímu zkoumání těchto mechanismů tak, aby zjištěné poznatky mohly posloužit nejen k vědeckým účelům, ale také k jejich aplikaci v praxi v terarijních chovech.

**Klíčová slova:** inkubace, vejce, plaz, ještěr, určení pohlaví

# Temperature sex determination in Gekkonids of genus *Rhacodactylus*

## Summary

The group of large geckos from New Caledonia used to be part of one genus, *Rhacodactylus*. The species today are part of other different genera. Despite their popularity, there are still some unanswered questions connected to these geckos. The most popular gecko is the *Correlophus ciliatus* (crested gecko). They usually are the first species for beginners but they don't lose their popularity even in terrariums of experienced breeders. Thanks to its easy breeding, it is a perfect species for observation and that is why I focused on it.

Reptiles in general is a group of species that shows many ways of sex determination. I try to summarize the data that deals with this topic and I evaluate results from my own research that has been done on my own breeding animals of *Correlophus ciliatus*. The fundamental finding of this research is that the sex of the babies depends on the time of the season in which the eggs were laid. With the approaching end of the season more males were hatching. The reason is probably that females hatching on the start of the season have more time to reach the physical maturity before the males reach the sexual maturity.

I would like this work to be an impulse for further investigation in the sex determination mechanisms of New Caledonian geckos. This knowledge can be either useful for academic research but it can be also helpful in the practical part of the hobby as well.

**Keywords:** incubation, egg, reptile, lizard, sex determination

# Obsah

<b>1</b>	<b>Úvod</b>	<b>7</b>
<b>2</b>	<b>Cíl práce</b>	<b>8</b>
<b>3</b>	<b>Literární rešerše</b>	<b>9</b>
<b>3.1</b>	<b>Rod <i>Rhacodactylus</i></b>	<b>9</b>
3.1.1	<i>Correlophus ciliatus</i> (Guichenot, 1866)	9
3.1.2	<i>Correlophus belepensis</i> Bauer, Whitaker, Sadlier & Jackman, 2012	10
3.1.3	<i>Correlophus sarasinorum</i> (Roux, 1913)	10
3.1.4	<i>Mniarogekko chahoua</i> (Bavay, 1869)	10
3.1.5	<i>Mniarogekko jalu</i> Bauer, Whitaker, Sadlier & Jackman, 2012	10
3.1.6	<i>Rhacodactylus auriculatus</i> (Bavay, 1869)	11
3.1.7	<i>Rhacodactylus leachianus</i> (Cuvier, 1829)	11
3.1.8	<i>Rhacodactylus trachyrhynchus</i> (Bocage, 1873) a <i>Rhacodactylus trachycephalus</i> (Boulenger, 1878)	11
<b>3.2</b>	<b>Nová Kaledonie</b>	<b>12</b>
<b>3.3</b>	<b>Mechanismy určující pohlaví</b>	<b>12</b>
3.3.1	Teplotní určení pohlaví	15
3.3.1.1	Fitness	20
<b>4</b>	<b>Metodika</b>	<b>24</b>
<b>4.1</b>	<b>Chov</b>	<b>24</b>
4.1.1	Terárium	24
4.1.2	Potrava	25
4.1.3	Inkubace	25
4.1.4	Odchov a sběr dat	26
<b>4.2</b>	<b>Vyhodnocování dat</b>	<b>28</b>
<b>5</b>	<b>Výsledky</b>	<b>29</b>
<b>6</b>	<b>Diskuze</b>	<b>31</b>
<b>7</b>	<b>Závěr</b>	<b>35</b>
<b>8</b>	<b>Literatura</b>	<b>36</b>
<b>9</b>	<b>Seznam použitých zkratk a symbolů</b>	<b>42</b>
<b>10</b>	<b>Samostatné přílohy</b>	<b>I</b>

# 1 Úvod

*Correlophus ciliatus* (Guichenot, 1866), ještě nedávno patřící do rodu *Rhacodactylus*, je jedním z novokaledonských gekonů, v češtině známých jako pagekoni řasnatí. Jde o jeden z nejčastěji chovaných druhů mezi teraristy, a to i přes to, že ve své domovině je téměř vyhuben a dlouhou dobu byl také považován za vyhynulý druh (Bauer a Sadlier 1993). Právě díky své nenáročnosti na chov je tak oblíbeným druhem, a je tak vhodný i pro začínající chovatele. Svou popularitu však neztrácí ani v chovech zkušených teraristů (Klátil 2010).

Určení pohlaví skýtá u obratlovců obrovskou variabilitu (Bull 1983). V posledních letech je toto téma čím dál tím více předmětem zkoumání a ukazuje se, že je v rámci evoluce mnohem flexibilnější, než bylo předpokládáno (Bull 2015). U obratlovců můžeme pozorovat dva základní systémy určující pohlaví. Prvním z nich je genotypický systém určení pohlaví („genotypic sex determination“ nebo GSD), kde specifické genetické prostředky určují výsledné pohlaví. Na druhé straně stojí vnější mechanismy určující pohlaví („environmental sex determination“ nebo ESD), kde pohlaví mláďate není předurčeno genotypem zygoty, ale vyvíjí se až po naklazení vajíček, mimo pohlavní cesty samice (Bull 1983; Valenzuela et al. 2003). Nejčastějším vnějším faktorem ovlivňujícím pohlaví je teplota („temperature-dependent sex determination“ nebo TSD), která v období kritické periody („thermosensitive period“ nebo TSP) během inkubace ovlivňuje pohlaví vyvíjejícího se jedince (Janzen a Paukstis 1991). Charnier (1966) poprvé zmínil možnou přítomnost TSD u plazů. Od té doby byly tyto mechanismy určující pohlaví („sex determination mechanisms“ nebo SDM) zkoumány a popsány u mnoha taxonů a jednotlivých druhů. TSD se vyskytuje u všech krokodýlů (Crocodylia), některých želv (Chelonia), hatérií (Sphenodontida) a některých druhů ještěřů. GSD nacházíme u všech hadů (Serpentes) a dalších druhů želv a ještěřů, které nevykazují známky TSD (Valenzuela a Lance 2004).

Pohlavní chromozómy v genotypickém systému určení pohlaví mohou být morfologicky nerozlišené (homomorfní) nebo rozlišené (heteromorfní). I morfologicky nerozlišené chromozómy jsou považovány za pohlavní, jestliže nesou geny určující pohlaví (Valenzuela et al. 2003; Pokorná 2011). V roce 2011 byl u *Correlophus ciliatus* zmíněn nález pohlavních chromozómů typu ZW/ZZ (Pokorná et al. 2011). Toto zjištění a tvrzení by znamenalo, že *C. ciliatus* je druh s genotypickým systémem určení pohlaví a inkubační teplota nemá na výsledné pohlaví vliv, i když byl tento druh velmi dlouho považován za zástupce druhu vykazujícího TSD. S přibývajícím množstvím výzkumů v této oblasti je více než pravděpodobné, že u více druhů, které byly uváděny jako TSD druhy, budou objeveny pohlavní chromozómy (O'Meally 2010). Wapstra a Warner (2010) jsou však toho názoru, že i druhy které mají pohlavní chromozomy mohou vykazovat určitou sensitivitu vůči teplotě v době inkubace. Na druhé straně potom stojí Janzen a Paukstis (1991), kteří tvrdí, že není znám druh, který by nesl heteromorfní pohlavní chromozomy, a přesto by vykazoval ESD.

V následujících kapitolách se pokusím popsat tuto velmi atraktivní skupinu novokaledonských gekonů, jejich chov, problematiku mechanismů určujících pohlaví a následně představím své výsledky měření, které by mohly do tohoto tématu vnést nové poznatky a vybičnout k dalšímu zkoumání.

## 2 Cíl práce

Má bakalářská práce má za cíl srovnání výsledných pohlaví ze zvolených inkubačních teplot a diskuzi nad myšlenkou, že i druhy s pohlavními chromozómy mohou vykazovat citlivost na inkubační teplotu. Ráda bych svou práci iniciovala další detailnější výzkum mechanismů určujících pohlaví u gekonů rodu *Correlophus*, *Rhacodactylus*, *Mniarogekko*. I když tyto rody dříve patřily pouze do jednoho rodu *Rhacodactylus*, jejich zástupci se od sebe velmi liší, a to nejen ve způsobu života, ale i v chování či morfologii. Zároveň fakt, že *Correlophus ciliatus* je druh s genotypickým určením pohlaví neznamená, že i ostatní druhy dříve patřící do společného rodu jimi také musí být. Nad těmito mechanismy visí stále mnoho otázek, a jasná pravidla, který druh vykazuje genetické nebo teplotní určení pohlaví, zatím nebyla vymezena. Ostatní druhy novokaledonských gekonů tak mohou vykazovat jiné mechanismy určení pohlaví než *Correlophus ciliatus*.



## 3 Literární rešerše

### 3.1 Rod *Rhacodactylus*

Gekoni jsou velmi rozmanitou a početnou skupinou. Zajímavá je jejich charakteristika týkající se určení pohlaví. Společně s čeledí Agamidae jde o jediné skupiny šupinatých plazů, které vykazují variabilitu týkající se způsobu určování pohlaví (Pokorná a Kratochvíl 2009).

Skupina velkých gekonů dříve patřila do společného rodu *Rhacodactylus*. Zástupci tohoto rodu se vyskytují na Nové Kaledonii. Novou Kaledonii tvoří hlavní ostrov Grande Terre a několik menších přilehlých ostrovů v Tichém oceánu. Jde o území s velmi vysokým stupněm endemismu (Chazeau 1993). Tito gekoni jsou velmi atraktivní svým vzhledem a nejen tím. Všichni disponují chápavým ocasem s lamelami na jeho konci a jsou schopni jeho autotomie (Griffing et al. 2021). Do tohoto rodu patří největší žijící gekon *Rhacodactylus leachianus* (Cuvier, 1829), dále dva druhy, které jsou ovoviviparní (*Rhacodactylus trachycephalus* (Boulenger, 1878) *Rhacodactylus trachyrhynchus* (Bocage, 1873)). U *Rhacodactylus auriculatus* (Bavay, 1869) byla dokonce objevena speciální dentice a vazba na plody rostlin z čeledi Cunoniaceae (Bauer a Sadlier 2001). Mezi nejčastěji chovaný druh mezi teraristy stále patří *Correlophus ciliatus*, česky nazývaný pagekon řasnatý. *Rhacodactylus* spp. se vyskytují na většině území ostrova Grande Terre a na přilehlých ostrovech. Nebyla však prokázána jejich přítomnost na ostrovech Loyalty Islands (Bauer et al. 2012). Jde o poměrně dlouhověká zvířata, která se mohou běžně dožít až 20 let. V lidské péči se může délka jejich života lišit (Klátíl 2010).

Dnes v rodě *Rhacodactylus* zůstaly pouze 4 druhy (*Rhacodactylus auriculatus*, *Rhacodactylus leachianus*, *Rhacodactylus trachyrhynchus*, *Rhacodactylus trachycephalus*). Dalším rodem je *Mniarogekko*, tam patří dva druhy, *Mniarogekko chahoua* (Bavay, 1869) a teprve nedávno popsáný *Mniarogekko jalu* Bauer, Whitaker, Sadlier & Jackman, 2012. V rámci mé bakalářské práce je pro mě nejzásadnější poslední rod těchto gekonů, a to je *Correlophus*, kam patří *Correlophus ciliatus*, *Correlophus belepensis* Bauer, Whitaker, Sadlier & Jackman, 2012 a *Correlophus sarasinorum* (Roux, 1913) (Bauer et al. 2012).

#### 3.1.1 *Correlophus ciliatus* (Guichenot, 1866)

*Correlophus ciliatus* je jedním z menších druhů bývalého společného rodu *Rhacodactylus*. Vyskytuje se v primárních lesích jižní části ostrova Grand Terre, v oblasti Riviere Bleu a na ostrově Île de Pines včetně malých satelitních ostrovů (de Vosjoli et al. 2003; Bauer et al. 2012). Poprvé byl objeven v roce 1866 (Guichenot) a byl popsán jako vůbec první druh patřící do rodu *Rhacodactylus* (Bauer a Sadlier 1993). Poté byl více jak 100 let považován za vyhynulý druh (Bauer a Sadlier 1993) až do 90. let 20. století, kdy byl znovuobjeven na ostrově Île de Pines (Storelli 1994; Seipp a Klemmer 1994; Kullmann 1995), odkud bylo pravděpodobně dovezeno nejvíce zvířat. Od té doby se velice rozšířil v zájmových chovech a jejich počty v zajetí s jistotou přesahují desetitisíce (Baldwin a Repashy 1998; Both 1999). SVL („snout-vent length“ nebo velikost těla bez ocasu) délka se pohybuje okolo 100 mm – 120 mm a jejich váha se pohybuje v rozmezí 35-60 g (de Vosjoli et al. 2003). Jeho český druhový název, pagekon řasnatý, vznikl kvůli výrůstkům nad očima, které mají připomínat řasy. V případě, že

dojde k autotomii chápatvého ocasu, regenerát již nedorůstá do původní délky, ale vyroste pouze malý „pahýl“. Ztrácí tím i svoji funkci, tedy přidržování se ve větvích a vyrovnávání rovnováhy (Griffing et al. 2021). Pokorná et al. (2011) zmiňují u *C. ciliatus* přítomnost pohlavních chromozómů, což by znamenalo, že je u tohoto druhu pohlaví určeno geneticky, tedy GSD mechanismem.

### 3.1.2 *Correlophus belepensis* Bauer, Whitaker, Sadlier & Jackman, 2012

*Correlophus belepensis* je teprve nedávno objeveným a popsáným druhem. Nalezení jedinci v přírodě byli pravděpodobně zaměňováni se sobě velmi podobným druhem, *C. ciliatus*. Vykazují několik rozdílů, jako například homogenní šupiny na dorzolaterální části trupu (místa zvětšené šupiny u *C. ciliatus*) a malé bělavé výrůstky na spodní části hřbetu (úplně chybí u *C. ciliatus*) (Bauer et al. 2012). Kvůli nedávnému popsání druhu nejsou známy mechanismy určující pohlaví u *Correlophus belepensis*.

### 3.1.3 *Correlophus sarasinorum* (Roux, 1913)

*Correlophus sarasinorum* zaujímá velmi malou oblast rozšíření v jižní části ostrova Grande Terre (Bauer 1990; Bauer a Henle 1994; Bauer a Sadlier 2000; de Vosjoli et al. 2003). V přírodě byli pozorováni pohybující se ve vyšších stromových patrech. Jejich SVL délka se pohybuje okolo 12 cm a celková délka s ocasem přibližně 25 cm. Bauer a Sadlier (2001) poukazují na výskyt geneticky odlišných ale morfologicky totožných jedinců. Mohlo by se tedy časem jednat o možné rozřazení do poddruhů (Bauer a Sadlier 2001). Henkel popsal dvě barevné formy (Bohme a Henkel 1985; Henkel 1987; Henkel 1988), a to bíle tečkované jedince („white-spotted“) a jedince bez bílých teček („patternless“). *C. sarasinorum* je považován za druh s mechanismem teplotního určení pohlaví, kdy se samci líhnou z nižších teplot a samice z vyšších inkubačních teplot (Myers 1997; Seipp a Henkel 2000).

### 3.1.4 *Mniarogekko chahoua* (Bavay, 1869)

*Mniarogekko chahoua* jsou v přírodě známy na dvou lokalitách, a to na hlavním ostrově Grande Terre a na Île de Pines. Jedinci se na první pohled příliš neliší, avšak ti z ostrova Île de Pines vykazují větší variabilitu ve zbarvení a výraznější kresbu. V zajetí mají jedinci z lokality Île de Pines tendence dorůstat větších rozměrů než jedinci z lokality Grande Terre. Jejich SVL délka se pohybuje okolo 14 cm, s ocasem potom až 25 cm (Seipp et al. 2000; de Vosjoli et al. 2003). Ze všech Rhacodactylů mají nejvíce chápatvý ocas a jako jediní jsou schopni ho stočit do spirály (de Vosjoli et al. 2003). V porovnání s ostatními druhy u nich téměř nedochází k autotomii ocasu, ale byli pozorováni i jedinci bez ocasu (Seipp et al. 2000). De Vosjoli et al. (2003) uvádí na základě svého pozorování, že určení pohlaví u *M. chahoua* není dáno teplotně, ale geneticky.

### 3.1.5 *Mniarogekko jalu* Bauer, Whitaker, Sadlier & Jackman, 2012

*Mniarogekko jalu* je na první pohled identický se svým sesterským druhem *M. chahoua*. První exemplář tohoto druhu byl objeven teprve nedávno. Ve zbarvení a kresbě dorzální části těla nebyl stanoven jasný rozdíl. Zbarvení ventrální části těla se zdá být jednotně bledě žluté,

kdežto u *M. chahoua* bývá bílé až krémové s občasným nazelenalým nádechem. Klíčovým rozlišovacím znakem je výrazně menší počet kloakálních pórů (54–91 a ~120 u *M. chahoua*) vyskytujících se typicky ve třech řadách oproti čtyřem (Bauer et al. 2012). U *M. jalu* nebyly zkoumány mechanismy určující pohlaví.

### 3.1.6 *Rhacodactylus auriculatus* (Bavay, 1869)

*Rhacodactylus auriculatus* je druhem vyskytujícím se pouze na hlavním ostrově Grande Terre (de Vosjoli et al. 2003). V mnoha směrech se od ostatních *Rhacodactylů* liší. To, co je na první pohled odlišuje od ostatních druhů a zároveň jim dalo jejich jméno, jsou jejich kostěné hrbolky na hlavě. Ve své domovině byli pozorováni v nižších stromových patrech, a dokonce i na zemi (Seipp et al. 2000). Bavay (1869) poukázal na speciální složku jejich potravy, a to květy *Geissois* (Cunoniaceae). V roce 1995 byli přímo pozorováni na těchto rostlinách konzumující jejich květy (Bauer a Sadlier 2001). V porovnání s *C. ciliatus* je jejich tělo poměrně zavalité. Podle Seipp a Henkel (2000) a de Vosjoli et al. (2003) je u *R. auriculatus* pohlaví určováno teplotně, avšak názory těchto autorů se liší. Seipp a Henkel (2000) uvádějí líhnutí více samců z nižších inkubačních teplot a více samic z vyšších teplot. De Vosjoli et al. (2003) uvádějí opačný model.

### 3.1.7 *Rhacodactylus leachianus* (Cuvier, 1829)

*Rhacodactylus leachianus* je vůbec největším druhem gekona (Bauer a Sadlier 2001). Vyskytují se ve vlhčích oblastech zejména na východním pobřeží ostrova (Bauer 1990). Populace na ostrově Île de Pines je uváděna jako samostatný poddruh *Rhacodactylus leachianus henkeli* (Seipp a Obst 1994). Bauer a Sadlier (2000) pozorovali jedince krmící se na plodech fíků. U odchycených jedinců byl krátce po odchytu analyzován obsah feces a byly nalezeny semena fíků. *R. leachianus* a ostatní *Rhacodactylové* pravděpodobně sezónně využívají fíky jako zdroj potravy a je tím také zajišťováno šíření semen (de Vosjoli et al. 2003). King (1987) provedl výzkum karyotypů u *R. leachianus* a nebyly objeveny heteromorfní pohlavní chromozomy, avšak při inkubaci vajíček v nižších teplotách převažuje líhnutí samic a ve vyšších teplotách líhnutí samců (Seipp a Henkel 2000; de Vosjoli et al. 2003).

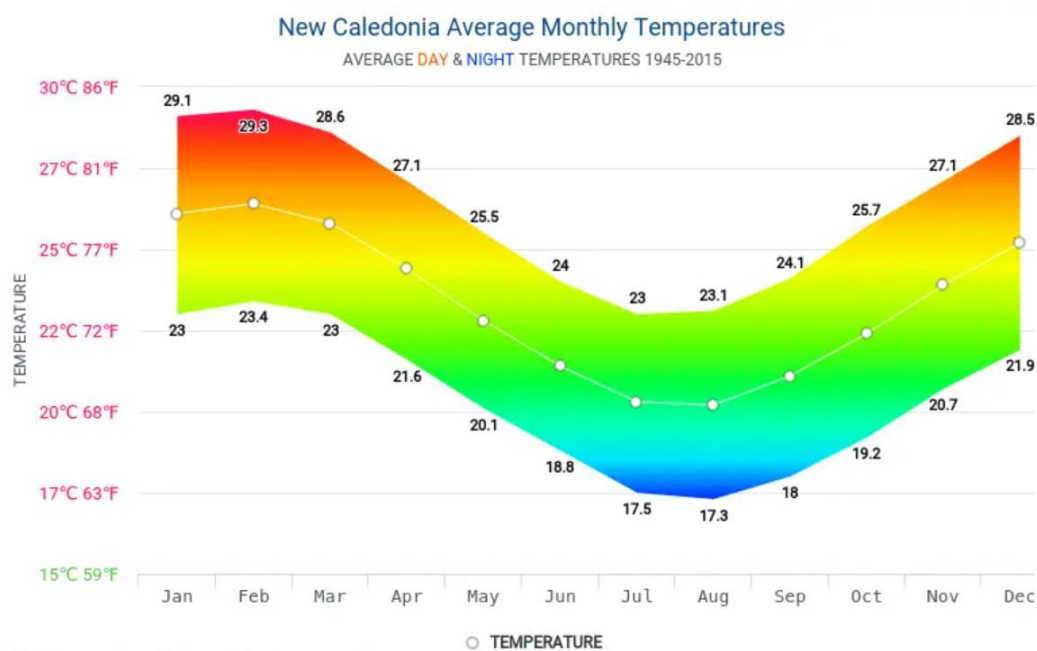
### 3.1.8 *Rhacodactylus trachyrhynchus* (Bocage, 1873) a *Rhacodactylus trachycephalus* (Boulenger, 1878)

Druhy *Rhacodactylus trachycephalus* a *Rhacodactylus trachyrhynchus* patří mezi druhy ovoviviparní. Rodí živá mláďata, nejčastěji dvojčata. U živorodých druhů je určení pohlaví dané mechanismem GSD (Bull 1980). Oba druhy vykazují velmi podobné morfologické znaky. Nejvíce markantním rozdílem je jejich velikost. Maximální naměřená SVL u *R. trachyrhynchus* představuje 190 mm oproti *R. trachycephalus*, kde maximální naměřená SVL činí 140 mm. Mezi další, ne již na první pohled viditelné rozdíly můžeme zařadit rozdílnou vzdálenost ušních otvorů od očí, samotnou velikost očí nebo rozdílně drsné zvětšené šupiny v oblasti hlavy, táhnoucí se od očí ke špičce tlavy (Seipp et al. 2000; de Vosjoli et al. 2003; Bauer et al. 2012).

## 3.2 Nová Kaledonie

Nová Kaledonie je středně velký a rozmanitý ostrov v Tichém oceánu, nacházející se severovýchodně od Austrálie. Svou diverzitou je ostrovem skýtajícím nespočet endemických druhů fauny a flóry. Je zvláštní svým podnebím, které nese prvky jak kontinentálního, tak oceánského charakteru (Grandcolas et al. 2008). Ostrov nese vysoký stupeň endemismu nejen jako celek, ale také v rámci oblastí. Některé druhy jsou vázány pouze na malá území, někdy o rozsahu jen několika kilometrů čtverečních. Je to způsobeno díky vysoké variabilitě zemského povrchu, půdy a klimatu. Díky různým kombinacím těchto faktorů vzniká mnoho odlišných biotopů (Chazeau 1993).

Obrázek 1 znázorňuje průměrné denní a noční teploty v průběhu roku na Nové Kaledonii v letech 1945–2015. Pro snazší popis budeme vycházet pouze z průměrné teploty a zanedbáme nejvyšší a nejnižší naměřené hodnoty. Celý rok si můžeme rozdělit do tří částí, které se od sebe liší právě průměrnou teplotou. Od začátku června do konce září panuje na Nové Kaledonii zima a v tuto dobu je na ostrově nejnižší průměrná teplota. Ta neklesá pod průměrných 20 °C. Od dubna do května a od října do listopadu se teplota pohybuje okolo 22 °C až 23 °C. Od prosince do konce března je nejtepleji a průměrné denní teploty nepřesahují 26 °C.



**Obrázek 1** Průměrné teploty v průběhu roku na Nové Kaledonii v letech 1945–2015, zdroj: hikersbay.com.

## 3.3 Mechanismy určující pohlaví

Jak již bylo řečeno v úvodu práce, u obratlovců může být pohlaví určováno různými mechanismy. Nejvíce pozornosti je věnováno genotypickému určení pohlaví a vnějším

faktorům určujícím pohlaví. Z vnějších faktorů je za nejdůležitější považováno teplotní určení pohlaví. Nesmíme ale zapomínat na další možné vnější faktory, působící na vývoj pohlaví, jako jsou vlastnosti inkubačního substrátu. Ty mohou ovlivnit vyvíjející se embryo buď přímo, nebo ve spojení s inkubační teplotou. Například rozdílná vlhkost inkubačního substrátu může ovlivnit poměr pohlaví ve snůšce (Janzen a Paukstis 1991).

U druhů s GSD mechanismem je pohlaví určeno důležitými pohlavními faktory, které jsou zakódovány v pohlavních chromozómech (Bull 1983). Můžou se od sebe lišit morfologicky (heteromorfické) nebo mohou být totožné (homomorfické) (Bull 1983; Solari 1994). U některých druhů s chromozómy XX/XY jsou samci heterogametičtí (XY), a zároveň u druhů s ZZ/ZW chromozómy jsou heterogametické (ZW) samice (Bull 1983). Gekoni patří mezi jednu ze dvou skupin čtyřnožců, která disponuje jak samčí, tak samičí heterogametií (Gamble 2010). Plazi mohou disponovat jak homomorfickými, tak heteromorfickými pohlavními chromozómy. Výsledný poměr pohlaví je u heterogametických druhů většinou rovnoměrný (1:1) podle Mendelistické segregace pohlavních chromozómů (Valenzuela 2004). GSD mechanismus se vyskytuje u všech savců a ptáků (Bull 1983).

Želvy jsou v určování pohlaví velice variabilní skupinou. Vyskytují se u nich obě varianty určení pohlaví, tedy jak genotypické (GSD), tak teplotní (TSD). V rámci TSD se u nich vyskytují i různé vzory, jako například *Graptemys ouachitensis* Cagle, 1953 vykazuje známky MF vzoru (samci z chladnějších teplot, samice z teplejších) a *Pelomedusa subrufa* (Lacépède, 1788) zase FMF vzor (samice z chladnějších teplot, samci z prostředních teplot a opět samice z vyšších teplot) (Valenzuela a Lance 2004).

Ferguson a Joanen (1982) poprvé objevili TSD mechanismus u druhu *Alligator mississippiensis* (Daudin, 1802). Zároveň šlo také vůbec o první popis přítomnosti TSD mechanismu ve volné přírodě. Byly u nich objeveny pouze homomorfické pohlavní chromozómy, které jsou předpokladem pro TSD mechanismus určení pohlaví (Bull 1980). Podle dosavadních měření krokodýli vykazují TSD vzor FMF (female-male-female) (Valenzuela a Lance 2004).

Hatérie (*Sphenodon* sp.), často známé pod jménem Tuatara (původ slova z jazyka Māori), jsou skupina plazů endemická na Novém Zélandu. Cree et al. (1995) popsali u hatérií TSD mechanismus určení pohlaví. Jde o oviparní živočichy a vejce jsou kladena v brzkém stádiu vývoje embrya (Moffat 1985). V minulosti u nich byly prováděny pokusy s inkubací vajec v laboratorních podmínkách (Thompson 1990; Cree et al. 1995). Byla zvolena metoda inkubace vajec v konstantní teplotě. Ve výsledcích se projevil TSD vzor FM (female-male), tedy samice jsou z chladnějších teplot a samci z teplejších teplot (Cree et al. 1995).

Všechny druhy hadů (Serpentes) disponují GSD mechanismem s ZZ/ZW pohlavními chromozómy a samičí heterogametií. Janzen a Paukstis (1991) navrhli možné vysvětlení, proč se u hadů vyskytuje právě jen GSD mechanismus. Nepřítomnost TSD mechanismu by mohla být kvůli relativní krátkověkosti hadů oproti hatériím a krokodýlům. Na druhou stranu, jsou druhy ještěřů, které se mohou v průměru dožít i kratšího věku, než někteří hadi, a přesto se u nich může vyskytovat TSD mechanismus (Valenzuela 2004).

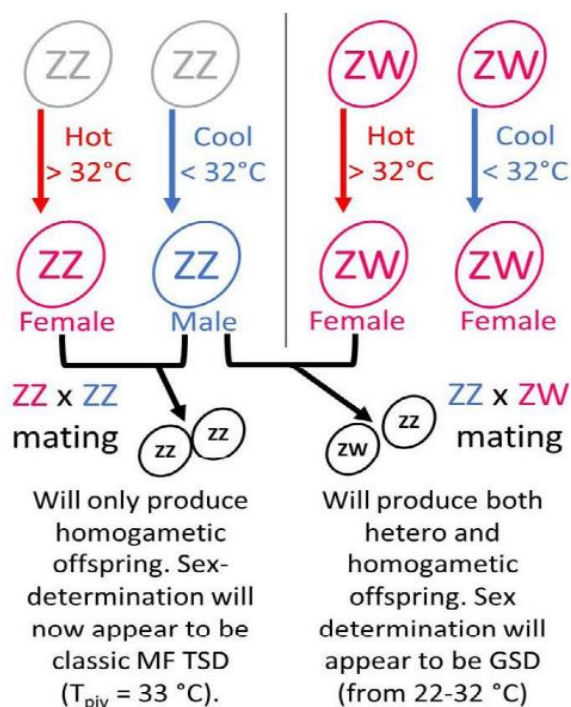
V rámci ještěřů je určování pohlaví nejvíce variabilní. Vyskytují se u nich oba mechanismy, jak teplotní (TSD), tak genotypické (GSD). Mechanismy určení pohlaví se mohou lišit v jedné čeledi, podčeledi, ale dokonce i v rámci jednoho rodu (Janzen a Paukstis 1991). Tento fakt poukazuje na pravděpodobný vývoj TSD a GSD několikrát nezávisle na sobě (Janzen a Paukstis 1991).

GSD by se do budoucna mohlo zdát jako výhodný mechanismus určování pohlaví. Se stále více aktuálním problémem globálního oteplování by ale mohla pro druhy s mechanismem teplotního určení pohlaví nastat neřešitelná situace (Janzen a Phillips 2006). V takovém případě, je GSD mechanismus jistějším způsobem, jak v populaci zajistit obojí pohlaví. GSD mechanismus by měl být preferován selekcí u takových druhů, které se vyskytují v teplotně nestálých podmínkách (Bachtrog et al. 2014). (Cornejo-Páramo et al. 2020) však došli svým výzkumem k závěru, že druhy s mechanismy TSD a GSD se v přírodě prolínají, a tak není mechanismus GSD jasně preferován v nepříznivých podmínkách.

V případě TSD druhů může v přírodě hrát důležitou roli v inkubaci také zvolené místo pro naklazení snůšky (Freedberg et al. 2011). Množství vegetace zastíňující kladiště může znamenat rozdíl i několika stupňů Celsia, a tedy i rozdílný poměr pohlaví ve snůšce, oproti snůškám nakladeným na přímém slunci (Mitchell et al. 2013).

Dobrým příkladem toho, že teplotní určení pohlaví je soubor složitých mechanismů, nám bude australský druh agamy *Pogona vitticeps* (Ahl, 1926). Holleley et al. (2015) uvádějí přítomnost jak mechanismu TSD, tak i GSD. Stejně jako ptáci a některé další druhy plazů, *P. vitticeps* má ZW/ZZ pohlavní chromozómy, kde heterogametické (ZW) jsou samice a homogametičtí (ZZ) jsou samci. Toto je odlišnost od savců, kteří mají XX/XY pohlavní chromozómy a samci jsou heterogametičtí (XY).

Embryo, které nese ZW chromozómy, bude vždy samice, nehledě na inkubační teplotu (zobrazeno v pravé části Obrázku 2). Embryo s ZZ chromozómy bude téměř vždy samec, až na vysoké inkubační teploty nad 32 °C. V tomto případě se budou líhnout samice s pohlavními chromozómy ZZ (zobrazeno v levé části Obrázku 2). Tyto samice nazýváme „pohlavně reverzními“. Jestliže se ZZ samec rozmnoží s typickou ZW samicí, mláďata ponесou chromozómy ZZ nebo ZW a určení pohlaví se bude řídit geneticky, tedy GSD mechanismem, kdy ZW budou samice a ZZ budou samci. V případě, že nastane páření ZZ samce s „pohlavně reverzní“ samicí ZZ, všechna mláďata potom ponесou ZZ chromozómy a poměr pohlaví se bude řídit mechanismem TSD a vzorem MF s hodnotou  $T_{piv}$  okolo 33 °C.



**Obrázek 2** Mechanismus určení pohlaví u agam *Pogona vitticeps*.

Embryo s pohlavními chromozómy ZZ bude samec pouze v případě, že bude inkubován do teploty 32 °C (levá část obrázku). V případě inkubace nad tuto hodnotu se budou líhnout samice s pohlavními chromozómy ZZ. Tyto samice nazýváme „reverzní samice“. V případě páření samce s „reverzní samičí“ se inkubace řídí TSD mechanismem a vzorem MF s hodnotou  $T_{piv}$  33 °C.

Embryo s pohlavními chromozómy ZW bude vždy samičího pohlaví, bez ohledu na inkubační teplotu (pravá část obrázku). Po páření se samcem nesoucím ZZ chromozómy budou mláďata určena pomocí GSD mechanismu, teplota neovlivňuje pohlaví.

Data přejata z Holleley et al. (2015), obrázek z Hall (2021).

### 3.3.1 Teplotní určení pohlaví

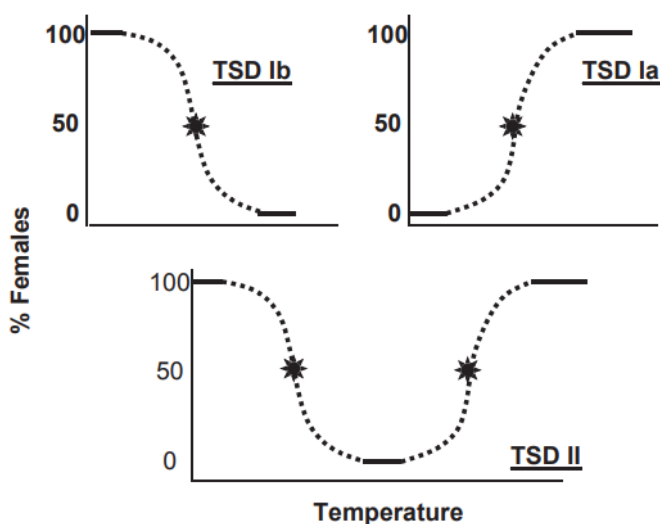
Rozlišujeme celkem tři vzory teplotního určení pohlaví. Rozdělujeme je na základě pohlaví, která se líhnou v určitém teplotním rozsahu (Valenzuela a Lance 2004).

Vzor **TSD Ia** nebo **MF** („Male-Female“). V tomto případě se samci líhnou v chladnějších teplotách a samice ve vyšších teplotách. Typickými představiteli tohoto vzoru jsou želvy (Lawson a Rollinson 2021).

Vzor **TSD Ib** nebo **FM** („Female-Male“). Tento vzor je opakem Ia, tedy samice se líhnou z chladnějších teplot a samci z vyšších teplot. Objevuje se u hatérií, krokodýlů a želv (Valenzuela 2004).

Vzor **TSD II** nebo **FMF** („Female-Male-Female“). V tomto případě se samice líhnou v chladnějších a teplejších teplotách. Samci se líhnou ve střední teplotě, která je ohraničena teplotou pro inkubaci samic. Tento vzor nacházíme u želv, ještěřů a krokodýlů (Valenzuela 2004). Předpokládá se, že jde o prapůvodní vzor, který předcházela vzorům Ia a Ib (Lawson a Rollinson 2021).

Rozhraní teplot, ze kterých se líhne dané pohlaví, se mezidruhově velmi liší. Dokonce se mohou lišit i v rámci populací jednoho druhu (Hall 2021). Tyto vzory jsou popisovány na základě opakovaných inkubačních pokusů v laboratorních podmínkách, kde je ve většině případů teplota stálá po celou dobu inkubace. Teploty, které 100 % produkují samice, označujeme jako „female-producing temperatures“, tedy teploty produkující samice. V opačném případě jde o „male-producing temperatures“ tedy teploty produkující samce. Dále označujeme teploty, ve kterých dané pohlaví pouze převažuje, jako „female-biased temperatures“, tedy teploty, ze kterých převažují samice nebo „male-biased temperatures“, tedy teploty, ze kterých převažují samci. Jde o teploty, které z více než 50 % produkují dané pohlaví, ale nikdy 100 %. Konstantní inkubační teplota, která nám udává výsledný poměr pohlaví samců a samic 1:1 nazýváme jako „pivotal temperature“ ( $T_{piv}$ ) neboli prahová teplota. Vzory TSD Ia a TSD Ib disponují každý jednou hodnotou  $T_{piv}$ . V případě TSD II se vyskytují dvě hodnoty  $T_{piv}$ , a to v nižší a vyšší teplotě (Obrázek 3) (Valenzuela a Lance 2004).



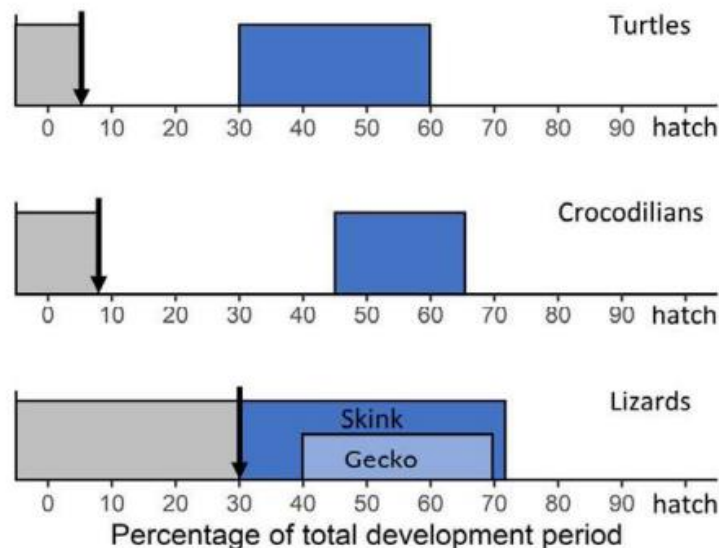
**Obrázek 3** Tři vzory teplotního určení pohlaví („temperature-dependent sex determination“ nebo TSD), TSD Ib, TSD Ia, TSD II. Osa x znázorňuje inkubační teplotu, osa y vyjadřuje poměr samic (%). Každý vzor je definován poměrem pohlaví, které je dáno konstantní inkubační teplotou. Tečkovaná čára představuje plynulý přechod mezi poměrem pohlaví. Hvězdičky označují „pivotal temperature“ nebo  $T_{piv}$ , které odpovídají konstantním teplotám, při kterých se líhnou jedinci s poměrem pohlaví samců a samic 1:1 (Valenzuela a Lance 2004).

Teplota ovlivňuje pohlaví pouze v určitém časovém úseku. Toto období se nazývá sensitivní perioda („thermosensitive period“ nebo TSP). Jde o období během inkubace, během kterého jsou vyvíjející se zárodky citlivé na teploty v souvislosti s vývojem pohlaví (Obrázek 4). Většinou je tento úsek v první třetině inkubace, ale může se u jednotlivých skupin plazů lišit, stejně jako délka této periody a také v jaké fázi vývoje se embryo po naklazení vajíček nachází (Wibbels et al 1994). Období, které předchází a následuje TSP nemá na vývoj pohlaví vliv (Valenzuela a Lance 2004). U většiny ještěřů začíná vývoj embrya již v pohlavních cestách samice, tedy před naklazením. To má za následek, že u nich sensitivní perioda nastupuje velmi



krátce nebo ihned po naklazení. Na druhou stranu, u želv a krokodýlů jsou embrya v době kladení ve velmi raném stádiu vývoje, což znamená, že sensitivní perioda začíná až několik týdnů po naklazení vajec (Shine et al. 2007). Abychom při inkubaci dosáhli požadovaného pohlaví, musí být znám daný vzor TSD, který se u daného druhu vyskytuje a zároveň období sensitivní periody (Hall 2021).

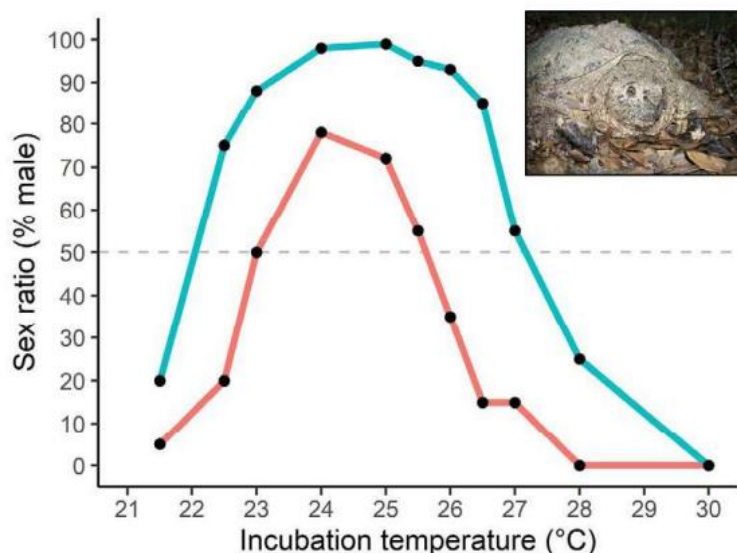
Sensitivní perioda může být určena na základě experimentů, ve kterých dochází k přemísťování inkubovaných vajíček mezi teplotami. Po naklazení jsou vajíčka přemísťována do teploty, ve které se líhne pouze jedno pohlaví („male/female-producing temperature“). Skupiny vajíček jsou po určitých časových úsecích přemísťovány do extrémní teploty, která produkuje pouze opačné pohlaví. Pokud pohlaví odpovídá tomu, které by bylo z druhé části inkubace, sensitivní perioda se nachází až za dobou přemístění. V opačném případě, pokud pohlaví odpovídá tomu, které by se líhlo z první části inkubace, znamená to, že sensitivní perioda byla v první části inkubace. Pokud nastane situace, kdy bude poměr pohlaví vyrovnaný, znamená to, že sensitivní perioda byla přesně v období přesunu vajíček do druhé teploty (Valenzuela 2004).



**Obrázek 4** Období kladení (černé šipky), sensitivní perioda („thermosensitive period“) (modré pole) a období vývoje embrya v těle samice (šedé pole) znázorněno u želv, krokodýlů a ještěřů. U ještěřů je sensitivní perioda znázorněna u scinka (*Bassiana duperreyi* (Gray, 1838)) a u gekončíka (*Eublepharis macularius* (Blyth, 1854)). Poukazuje na to, že i v rámci jedné skupiny plazů, se sensitivní perioda může lišit  
Data přejata ze Shine et al. (2007), obrázek z Hall (2021).

V rámci druhu je vždy zachován pouze jeden vzor TSD (e.g. MF, FM, FMF), ale může se stát, že teploty, které jsou převážně samičí či samčí, se mohou v rámci populace lišit. Obrázek 5 poukazuje na výzkum (Ewert et al. 2005) prováděný na populacích u želv (*Chelydra serpentina* (Linnaeus, 1758)). Při výzkumu docházelo k inkubování želvích vajíček v laboratorních podmínkách a byly zvoleny různé inkubační teploty. Výzkum byl prováděn napříč populacemi vyskytujícími se v USA. Celkem bylo sledováno šest populací. Na obrázku 5, modrá čára značí výsledky populace z Indiany a oranžová čára zobrazuje výsledky populace

z Floridy. Jak můžeme vidět, vzor TSD (v tomto případě FMF) je zachován u obou populací, avšak samčí a samičí převažující teploty společně s  $T_{piv}$  („pivotal temperature“) se od sebe značně liší. Tyto populační odlišnosti v rámci jednoho TSD vzoru jsou pravděpodobně způsobeny místní adaptací prostřednictvím přirozeného výběru. Evoluční a ekologický význam těchto rozdílů je však stále předmětem zkoumání (Hall 2021).

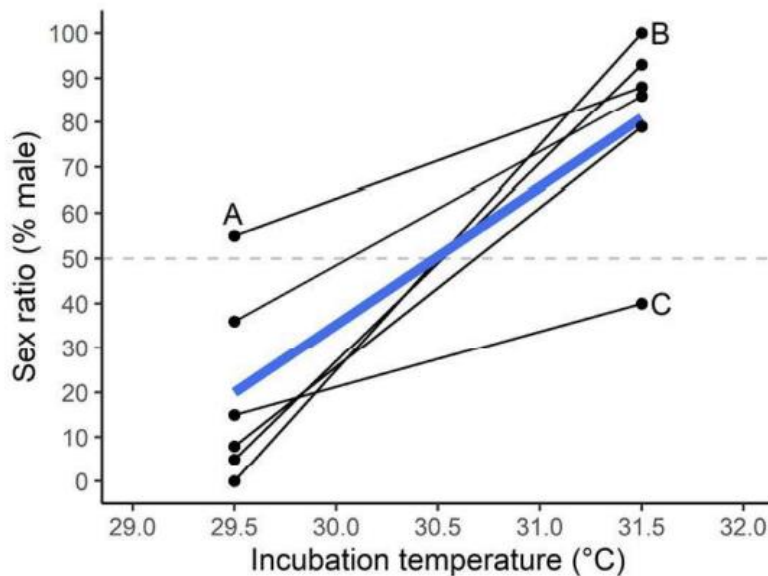


**Obrázek 5** Rozdíly v TSD vzoru dvou populací želv *Chelydra serpentina*. Modrá čára představuje populaci z Indiany, oranžová čára značí populaci z Floridy. Šedá čára naznačuje hodnotu  $T_{piv}$  („pivotal temperature“). Data přejata z Ewert et al. (2005), obrázek z Hall (2021).

Výše byly popsány populační rozdíly v rámci jednoho TSD vzoru. Byly však pozorovány rozdíly v rámci jednoho TSD vzoru i mezi jednotlivci, respektive mezi chovnými páry. Každé chovné zvíře nese určité odlišnosti, které může hrát roli v teplotním určení pohlaví a vytvářet tak odlišnosti v rámci jednoho TSD vzoru. Rhen et al. (2011) prováděli výzkum na gekončících nočních (*Eublepharis macularius*) a potvrdili, že určité genetické odlišnosti mezi jednotlivci mají vliv na teplotní určení pohlaví.

Obrázek 6 značí poměr pohlaví mláďat od šesti chovných párů. *Eublepharis macularius* kladou snůšky vždy po dvou vajíčkách. Snůška od každého páru byla rozdělena a vajíčka byla umístěna do teplot 29,5 °C a 31,5 °C. Každá čára spojuje výsledky jednotlivých párů. Modrá čára představuje průměr ze všech dat. V tomto případě je průměr 20 % samců z teploty 29,5 °C a 80 % samců z teploty 31,5 °C.  $T_{piv}$  představuje přerušovaná šedá čára. U *Eublepharis macularius* je hodnota  $T_{piv}$  30,5 °C. Body A, B a C značí páry s extrémními výsledky, které se nejvíce vzdalují od průměru. Jak můžeme vidět, od páru A byla mláďata s převažujícím samčím pohlavím z obou teplot. Na druhou stranu pár C vyprodukoval mláďata s převažujícím samičím pohlavím z obou teplot. Od páru B byla z teploty 29,5 °C všechna mláďata samičího pohlaví a z teploty 31,5 °C byla všechna mláďata samčího pohlaví. U všech šesti zkoumaných párů je hodnota  $T_{piv}$  (tam, kde černá čára protíná přerušovanou šedou čáru) lehce odlišná. Pouze pár B vykazuje hodnotu  $T_{piv}$  stejnou, jako celkový průměr všech šesti párů, tedy 30,5 °C. Cílem

tohoto grafu je poukázat na možné odlišnosti mezi jednotlivci, které se mohou týkat právě i ne na první pohled viditelných znaků, v tomto případě tedy jednoho vzoru TSD.

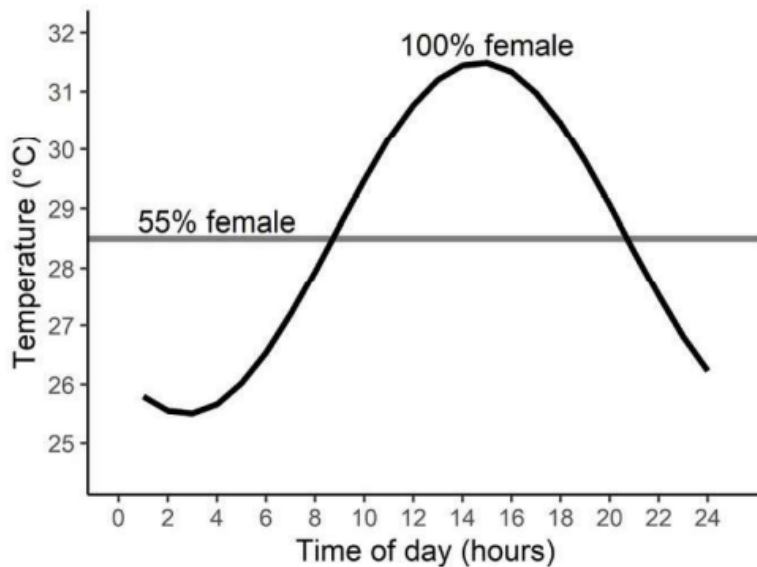


**Obrázek 6** Výsledky měření inkubace vajec *Eublepharis macularius*.

Osa x znázorňuje inkubační teplotu (°C), osa y znázorňuje poměr samců (%). Jednotlivé čáry znázorňují výsledky inkubace od šesti pozorovaných párů a modrá čára je výsledným průměrem těchto hodnot. Šedá přerušovaná čára znázorňuje  $T_{piv}$  („pivotal temperature“) Body A, B, C znázorňují páry s největšími odchylkami od průměru.

Data přejata z Rhen et al. (2011), obrázek z Hall (2021).

Dalším zásadním rozdílem v inkubaci vajíček v laboratorních podmínkách a inkubaci ve volné přírodě je kolísání teplot. Mnoho let nebylo k tomuto faktu přihlíženo a vajíčka byla inkubována ve stálé teplotě po celou dobu inkubace. Les et al. (2007) prováděli výzkum na želvách *Chrysemys picta* (Schneider, 1783). Tento druh má TSD vzor MF (e.g. male-female) s hodnotou  $T_{piv}$  okolo 28 °C. Obrázek 7 ukazuje výsledky poměru pohlaví z inkubace vajíček z konstantní teploty 28,5 °C (šedá čára) a z druhé teploty, která byla přibližně 28,5 °C s denním kolísáním o 3 °C (černá čára). I přes to, že hodnota  $T_{piv}$  se v druhém případě stále pohybovala okolo 28,5 °C, výsledkem pokusu bylo 100 % samic z kolísavé teploty a 55 % samic z konstantní teploty 28,5°C.



**Obrázek 7** Inkubace želv *Chrysemys picta*. Osa x znázorňuje část dne (hodiny), osa y představuje inkubační teplotu (°C). V případě inkubace v konstantní teplotě 28,5 °C se líhly želvy s 55 % podílem samic. V druhém případě, kdy inkubační teplota během dne kolísala v rozmezí 3 °C bylo výsledkem líhnutí 100 % samic. Data přejata z Les et al. (2007), obrázek z Hall (2021).

Může se zdát, že vajíčka z kolísavé teploty byla stejně dlouho v teplotách vyšších než 28,5 °C (teploty produkující samice), jako byla ta v teplotách pod 28,5 °C (teploty produkující samce). Není tomu ale úplně tak. Vývoj embrya je ve vyšších teplotách urychlený. To znamená, že z kolísavých teplot nelze poměr pohlaví mláďat jasně určit z průměrné teploty (v tomto případě z 28,5 °C), ale bude se více blížit poměru pohlaví získanému z vyšších inkubačních teplot. Toto potvrzuje skutečnost, že při inkubaci *Chrysemys picta* v konstantní teplotě 30 °C se líhne 100 % samic.

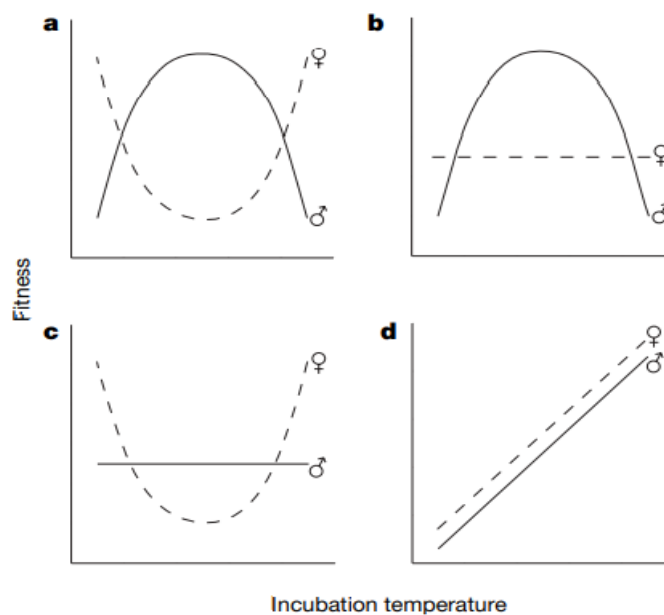
Objevuje se mnoho teorií popisující možné výhody teplotního určení pohlaví. Jednou z nich je ta, že TSD mechanismus zabraňuje možnému inbreedingu v rámci jedné snůšky, ve které se vylíhne pouze jedno pohlaví (Ewert a Nelson 1991). Další teorie je založena na modelu, který představili Charnov a Bull (1977). Ti se jako jedni z prvních zabývali možnou spojitostí mezi teplotním určení pohlaví a kondicí mláďat z inkubačních teplot. Podle jejich autorů je tento model také nazván. Domnívají se, že je teplotní určení pohlaví zvoleno přírodní selekcí, kdy je fyzická kondice jedince ovlivněna okolními podmínkami při inkubaci (teplotou). Určitá teplota tedy favorizuje dané pohlaví, které má z těchto inkubačních podmínek maximální profit v podobě vyšší fyzické zdatnosti.

### 3.3.1.1 Fitness

Charnov-Bull model je pouze teoretické nastínění možného řešení otázky, jaký je vlastně význam teplotního určení pohlaví. Praktické zrealizování tohoto modelu již obnáší několik možných úskalí. Jedním z nich je dlouhověkost pozorovaných zvířat. Pokud chceme hodnotit fyzickou kondici zvířat, musíme ji hodnotit jako celek v průběhu života, a ne pouze rané období

po vylíhnutí (Warner a Shine 2008). Dále musíme být schopni porovnat obě pohlaví z jedné inkubační teploty, což je v případě TSD mechanismu určení pohlaví problém. Abychom dosáhli líhnutí samců z teplot určených pro líhnutí samic, musí se do vajíček aplikovat inhibitor aromatázy (Wibbels a Crews 1994). Nesmíme zapomínat na to, že výsledné fitness jedinců nemusí ovlivňovat pouze inkubační teplota, ale roli mohou hrát i další faktory během inkubace, jako je doba líhnutí nebo velikost nakladených vajec (Shine 1999).

Charnov-Bull model představuje několik variant adaptivního významu mechanismu TSD. Prvním z nich je již výše popsáný případ, kdy „prostřední“ teplota, ze které se líhnou samci, zajišťuje také jejich nejlepší fitness a teplota, ze které se líhnou samice (nižší a vyšší hodnoty) je ideální teplotou pro nejlepší fitness samic (Obrázek 8, Graf a). V dalším případě fitness samic není ovlivněno teplotou a samci mají nejlepší fitness z „prostředních“ teplot (Obrázek 8, Graf b). Dále může nastat případ, kdy samčí fitness není ovlivněno teplotou a samice mají nejlepší fitness z nízkých a vysokých inkubačních teplot (Obrázek 8, Graf c). Je samozřejmě mnoho dalších případů, kdy TSD mechanismus nebude preferován na základě přírodní selekce, a to například v případě, že inkubační teplota ovlivňuje fitness samců i samic podobným způsobem (Obrázek 8, Graf d).



**Obrázek 8** Charnov-Bull model popisující možné alternativy adaptivního významu mechanismu TSD. Osa x zobrazuje inkubační teplotu, osa y fitness daného pohlaví.

Graf a zobrazuje případ, kdy samice inkubované v nízkých a vysokých teplotách vykazují nejlepší fitness z těchto teplot a zároveň také samci z „prostředních“ teplot vykazují nejlepší fitness.

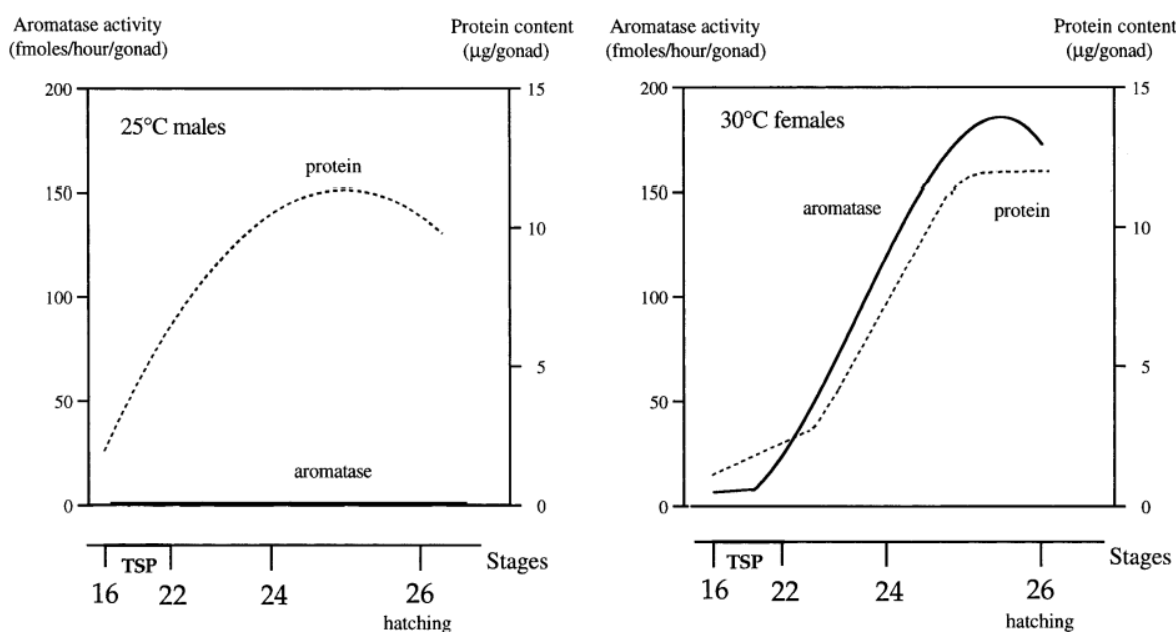
Graf b znázorňuje situaci, kdy fitness samic není ovlivněno inkubační teplotou a samci vykazují nejlepší fitness z „prostředních“ teplot.

Graf c je opakem minulé situace. Samci nevykazují změnu ve fitness v závislosti na inkubační teplotě a zároveň samice mají nejlepší fitness z nízkých a vysokých inkubačních teplot.

Graf d znázorňuje situaci, kdy TSD mechanismus není preferován na základě přírodní selekce a fitness samců a samic se nemění v závislosti na inkubační teplotě.

Převzato z (Warner a Shine 2008).

Abychom u druhů vykazujících TSD mechanismus dosáhli líhnutí samců v teplotě určené pro líhnutí samic, musíme aplikovat inhibitor aromatázy. Aromatáza je komplex enzymů, které přeměňují androgeny na estrogény (Pieau a Dorizzi 2004). Pieau et al. (1998) prováděli výzkum na želvách *Emys orbicularis* (Linnaeus, 1758). Konkrétně se zaměřili na hladinu pohlavní aromatázy a proteinu u vyvíjejícího se embrya (Obrázek 9). Hladiny byly měřeny od počátku citlivné periody až do líhnutí. Výzkum probíhal v teplotě 25 °C (teplota produkující samce) a ve 30 °C (teplota produkující samice). Ve 25 °C byla hladina aromatázy po celou dobu měření velmi nízká. Hladina proteinu od počátku citlivné periody do líhnutí stále stoupala, po líhnutí se začala snižovat. V případě měření ve 30 °C rostla hladina aromatázy již v průběhu citlivné periody a růst pokračoval i v následujících fázích. Po líhnutí se hladina aromatázy také snižovala. Hladina proteinu rostla již v období citlivné periody a po jejím ukončení prudce stoupala. To je způsobeno vytvářením ovariální kůry samic. Před líhnutím byla hladina proteinu stálá. V tomto případě můžeme říct, že hladina aromatázy v průběhu měření kopíruje hladinu proteinu (Pieau et al. 1999).



**Obrázek 9** Grafy zobrazující hladinu aromatázy v období inkubace u želvy *Emys orbicularis*. Osa x zobrazuje období inkubace, kdy měření probíhalo od začátku citlivné periody. Osa y na levé straně zobrazuje hladinu aromatázy a na pravé straně hladinu proteinu.

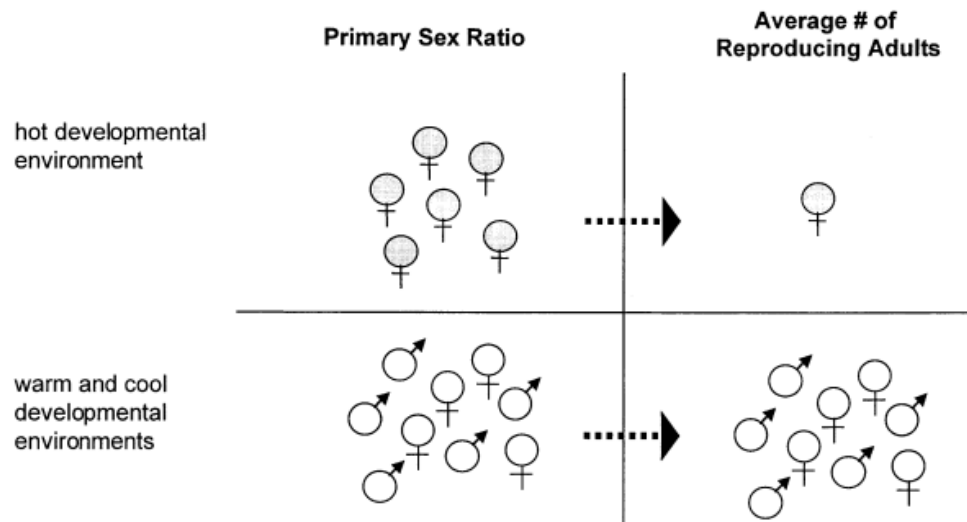
Na levém grafu vidíme hodnoty naměřené v případě inkubace vajec v teplotě 25 °C, která je stanovena pro líhnutí samců. Pravý graf zachycuje inkubaci v teplotě 30 °C s líhnutím samic.

Převzato z Pieau et al. (1998).

U jedinců vykazujících mechanismus ESD (vnější vlivy určující pohlaví) je jejich celoživotní fitness ovlivňováno prostředím, ve kterém jsou inkubováni. Konkrétně to znamená, že jedinci inkubováni v příznivých podmínkách mají vysoké fitness, naopak jedinci z nepříznivých podmínek mají zanedbatelnou reprodukční schopnost. Pokud nepříznivé prostředí produkuje z velké části jedno pohlaví, potom v příznivých podmínkách bude poměr

pohlaví téměř vyvážený (Bull, 1981; Frank and Swingland, 1988; Charnov and Bull, 1989a,b) (Obrázek 10).

U druhů vykazujících ESD se může lišit kondice zvířat rozdílného pohlaví, což má za následek převahu jednoho pohlaví v populaci. Podle Freedberga et al. (2001) je to v případě druhů s mechanismem GSD nemožné.



**Obrázek 10** Hypotetický model situace, kdy při inkubaci převažuje samičí pohlaví. Vysoké teploty produkují pouze samice, které mají špatnou kondici a pouze malá část je schopna zapojení se do rozmnožování. Další inkubační teploty daného prostředí produkují jedince v poměru pohlaví blížíci se 1:1. Výsledkem je poměr pohlaví 2:1 ve prospěch pohlaví z nepříznivého prostředí (samice), zatímco genetický přínos každého pohlaví v populaci je funkčně stejný (1:1).  
Přejato z Freedberg et al. 2001.

Doba líhnutí je zásadním faktorem pro zdárný růst mláďat (Warner a Shine 2005). Líhnutí začátkem sezóny může mláďatům poskytnout kvalitní životní podmínky, díky kterým rychleji rostou a mají větší šanci na přežití, v porovnání s mláďaty, líhnoucími se později. Je to způsobeno příznivějšími podmínkami prostředí a/nebo menším množstvím konkurence, ve smyslu vzájemného stresu a boje o potravu (Olsson and Shine 1997; Qualls and Shine 2000, Warner Shine 2005). Warner a Shine (2005) výzkum prováděli ve venkovních podmínkách, které simulovali život ve volné přírodě, s rozdílem zamezení predace. Jedinci, líhnoucí se začátkem sezóny, vykazovali zdárnější růst než ti, kteří se líhli v pozdějším období.

Warner a Shine (2007) svým dalším výzkumem na agamách *Amphibolurus muricatus* (White, 1790), poukazují na zajímavý fakt, že velikost mláďat při líhnutí nemá vliv na následný růst či přežití. Jejich výsledky nekorespondují s předešlými výzkumy, které demonstrují předpoklad pro úspěšný růst a životaschopnost mláďat, která při líhnutí vykazovala větší vzrůst (Forsman 1993; Sorci and Clobert 1999). Přesto jsou případy, kdy může být větší velikost mláďat výhodou, ale neplatí to vždy. (Sinervo et al. 1992; Congdon et al. 1999; Dibattista et al. 2007).

## 4 Metodika

Výzkum jsem prováděla na svých vlastních odchovech, od svých dvou chovných skupin *Correlophus ciliatus*. V každé skupině byl jeden samec a čtyři samice. Každá samice měla své vlastní označení. Každé označení vzniklo na základě vzhledu samice, ať už šlo o zbarvení či znaky (např. zbarvení yellow – označení Y, malý vzrůst – označení MINI) nebo podle jména chovatele, od kterého samice pocházela (např. LOKI Teraristik – označení LOKI). Samice snášely vajíčka v pravidelných intervalech, přibližně po 2 měsících. Vajíčka byla odebírána z terária a umísťována do inkubátoru do příslušné inkubační teploty.

**Tabulka 1** Rozdělení samic do dvou chovných skupin.  
Každá chovná skupina čítá jednoho samce.

♂ 1	♀ Y	♀ XY	♀ H	♀ LOKI
♂ 2	♀ R	♀ P	♀ MINI	♀ YZ

### 4.1 Chov

#### 4.1.1 Terárium

Gekoni byli chováni ve skleněných teráriích o rozměrech 40\*50\*60 cm (hloubka\*šířka\*výška) (Obrázek 11). Osvětlení bylo použito 15W LED. Topný zdroj nebyl použit, optimální denní teplota pro chov je pokojová teplota (21 °C až 24 °C) s přirozenými nočními poklesy. Jako substrát byla použita piniová kůra, terárium bylo osázeno rostlinami (*Philodendron*, *Scindapsus*, *Sansevieria*, *Ficus*, *Maranta*), které byly oblíbeným úkrytem a zároveň je zvířata využívala po rosení k olizování kapek rosy. Gekoni totiž v mnoha případech nepijí z předkládaných misek na vodu, a tak jediným zdrojem vody je pro ně právě rosení. Proto je zásadní, abychom zvířata zvláště v letních měsících každodenně rosili. Důležitá je také doba, kdy rosení provádíme. U nočních druhů je rosení nezbytné v době jejich aktivity, tedy ve večerních až nočních hodinách. Přes den jsou zvířata neaktivní a ukrytá, takže rosení pozbývá smyslu.



**Obrázek 11** Terária pro chov dospělých jedinců, zdroj: autorka



#### 4.1.2 Potrava

Dospělci byli krmeni cvrčky (*Gryllus assimilis* (Fabricius, 1775)) a ovocnými kašičkami. V sezóně je poměr těchto dvou složek přibližně 2:1 s převažující složkou živého krmení. S končící sezónou kladení je potom ovocná složka potravy postupně snižována, až je přes zimu úplně vyřazena. Při nepřiměřeném dávkování ovocné složky mohou mít zvířata sklony k obezitě. Ovoce je velmi bohatou složkou potravy a gekoni by přes zimu měli mít krmnou dávku přizpůsobenou jejich omezené aktivitě a celkovému výdeji energie, který je přes zimu výrazně nižší než v období kladení. Pro svoji oblibu jsou ovocné kaše ideálním způsobem, jak zajistit to, že zvířata přijmou požadované množství vitaminů. Základem bylo vždy zralé ovoce (banán, mango) nebo dětská přesnídávka. Do té byly přidávány vitaminové přípravky Nutrimix pro nosnice, vápník, Calcium biotika, Hydrovit AD<sub>3</sub>. Jako doplněk jsem při dávala včelí pyl. Cvrčci byli předkládáni dvakrát týdně, vždy obalování vitaminovými přípravky Reptivite nebo čistým práškovým vápníkem. V každé krmné dávce byly 3 cvrčci na jedince.

#### 4.1.3 Inkubace

Byly použity dva typy inkubátorů a zvoleny 3 inkubační teploty a to 24,2 °C, 26,2 °C a 28,2 °C. Inkubátor na prostřední teplotu (26,2 °C) byl od firmy Teraechis (Obrázek 13). Další dva inkubátory byly laboratorní inkubátory typu ICT-P (Obrázek 12). Teplota byla zvolena tak, aby při případné odchylce inkubátoru neklesala teplota pod celé teploty, tedy pod 24 °C, 26 °C a 28 °C. Vajíčka byla po nakladení umístována do příslušné teploty na vlhký vermikulit. Krabice s vermikulitem měla po stranách zajištěné drobné větrání, které je důležité pro cirkulaci vzduchu. Velikost větracích otvorů musí být však přiměřené velikosti (6 otvorů na dvou protilehlých stranách krabice o průměru 1 mm), aby nedocházelo k nadbytečnému odparu. Vajíčka byla vždy popsána datem kladení a označením samice. Ve vermikulitu byla vytvořena malá prohlubeň, do které jsem vajíčka umístila tak, aby byla přibližně v půlce zahrabána. Důležité je dbát na to, aby po umístění do inkubátoru nebylo s vajíčky dále manipulováno. Vermikulit nebylo třeba v průběhu inkubace zvlhčovat.



**Obrázek 12** Laboratorní inkubátory ICT-P použité pro inkubaci v teplotách 24,2 °C a 28,2 °C, zdroj: autorka.

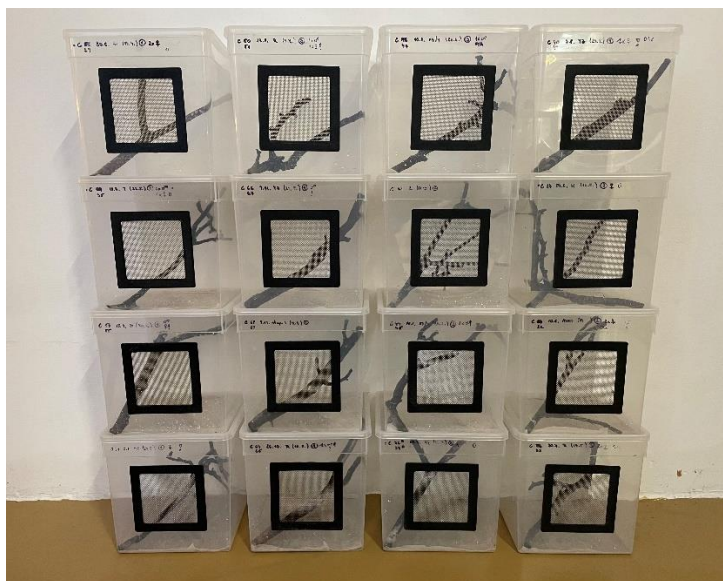


**Obrázek 13** Terarijní inkubátor od firmy Teraechis použitý pro inkubaci v teplotě 26,2 °C, zdroj: autorka.

#### 4.1.4 Odchov a sběr dat

Vylíhnutá mláďata byla z inkubátoru přesunuta do plastových odchovných boxů o rozměrech 20\*20\*20 cm (Obrázek 14). Odchovné boxy byly vybaveny předním větráním z nerezové mřížky o průměru 9\*9 cm. Správné větrání odchovných ubikací je velmi důležité pro udržení správné vlhkosti a zároveň musí docházet k dostatečné výměně vzduchu. Na dně odchovného boxu byla umístěna papírová utěrka. Ke šplhání a zvětšení vnitřního prostoru posloužila větev. Mláďata byla umisťována do odchovných boxů po dvou jedincích, vždy ze stejné snůšky. V případě, že se vylíhlo mládě pouze jedno, bylo umístěno samostatně. Po vložení mláďat byl každý odchovný box popsán. První bylo písmeno C. To označovalo druh (vzhledem k odchovu i dalších druhů gekonů). Následovalo pořadové číslo, tedy o kolikáté mládě dané sezóny šlo. Poté datum vylíhnutí, označení samice, datum nakladení snůšky a nakonec teplota, ve které byla snůška inkubována. Teploty byly značeny číslicemi od 1 do 3, s tím, že nejnižší teplota (24,2 °C) byla značena 1 a nejvyšší teplota (28,2 °C) byla značena 3. Po úspěšném sexování mláďat pak ještě následovala značka pohlaví.

Např.: C27 16.3. Y (12.1.) 1 ♀



**Obrázek 14** Odchovné boxy na mlád'ata, zdroj: autorka.

Mlád'ata byla odchovávána v temperované místnosti o teplotě 22 °C až 24 °C. Rosena byla denně, krmení probíhalo v intervalech jedenkrát za dva až tři dny. Krmena byla pouze cvrčky (*Acheta domestica* (Linnaeus, 1758)), kteří byli obalováni vitaminovými přípravky (Nutrimix pro nosnice, Reptivite, vápník, drcený včelí pyl). Mlád'ata dostávala vždy stejný počet cvrčků, a to 2 cvrčky na jedno mládě. V případě, že se v odchovném boxu pohybovali cvrčci ještě z minulého krmení, byli odebráni a mlád'atům byli předloženi „noví“ cvrčci. Ti starší pak byli umístěni zpět do boxu s cvrčky.

Přibližně ve dvou až třech měsících jsem se pokoušela o sexování mlád'at. V tomto věku, je určování pohlaví pouhým okem téměř nemožné. K tomuto účelu byla použita hodinářská lupa s 60x zvětšením. Jedná-li se o samce, jsou v tomto věku již patrné femorální póry v oblasti nad kloakou (Obrázek 15). U samic, které póry nemají, jsem přesto, přibližně za měsíc, provedla kontrolu, abych se přesvědčila, že jde opravdu o samice (Obrázek 16). Někdy se totiž může stát, že se póry u samců objeví až později. Nejčastěji je to v případě, že je společně odchováno více samců najednou.



**Obrázek 15** Dospělý samec. Viditelně zvětšená hemipenisová „kapsa“ a viditelné femorální póry v oblasti nad kloakou, zdroj: autorka.



**Obrázek 16** Dospělá samice. Nezvětšená „kapsa“, šupiny jsou v oblasti nad kloakou bez pórů, zdroj: autorka.

## 4.2 Vyhodnocování dat

Pro zjištění, zdali má teplota vliv na pohlaví narozených mláďat, byl sestaven model, kde vysvětlovanou proměnnou bylo pohlaví mláďete s vysvětlujícími fixními proměnnými: teplota (s hladinami nízká, střední, vysoká), délka inkubace ve dnech a čas sezóny, tedy údaj, kdy se mláďata vylíhla ve vztahu k prvním narozeným mláďatům dané sezóny. Zaznamenány byly i příslušnosti mláďat k jednotlivým samicím. Samice pak byla v modelu uvedena jako náhodný faktor, aby bylo zamezeno pseudoreplikaci. Vzhledem k binomickému charakteru vysvětlované proměnné (samec/samice), byla použita funkce *glmer*.

Faktory byly vzhledem k počtu dat zadány do základního, plného modelu bez interakce. Jejich vylučováním a zpětným porovnáváním modelů, byla určována jejich statistická významnost. Výpočty byly provedeny v programu R ver. 4.1.2.

## 5 Výsledky

Všechna mláďata, která byla za celou dobu výzkumu pozorována, najdeme v Tabulce 1 (viz Samostatné přílohy). Celkový počet činil 61 mláďat. Ze všech tří daných teplot (24,2 °C, 26,2 °C a 28,2 °C) se líhlo obojí pohlaví.

V teplotě 24,2 °C bylo inkubováno celkem 9 snůšek, z toho 7 úplných (obě mláďata se vylíhla) a 2 neúplné (pouze jedno vylíhlé mládě), v celkovém počtu 16 mláďat. Ze 14,28 % byl poměr pohlaví v úplných snůškách 1:1. 42,86 % úplných snůšek tvořily samci a 42,86 % samice. Poměr pohlaví ze 2 neúplných snůšek byl 1:1. Celkový poměr pohlaví z této teploty byl 1:1.

Nejvíce dat bylo nasbíráno z teploty 26,2 °C. Z této teploty bylo celkem 18 snůšek, z toho 15 jich bylo úplných a 3 neúplné, celkový počet 33 mláďat. Poměr pohlaví v těchto úplných snůškách bylo ze 66,667 % 1:1, 13,333 % úplných snůšek tvořili samci a 20 % úplných snůšek tvořily samice. Z neúplných snůšek byl poměr pohlaví 2:1. Pohlaví mláďat z této teploty bylo celkem zastoupeno ze 48,48 % samci a z 51,52 % samicemi.

Z nejteplejší teploty 28,2 °C bylo naopak nejméně dat. Celkem bylo v této teplotě inkubováno 7 snůšek, z toho 5 bylo úplných a 2 neúplné, celkem 12 mláďat. Ze 40 % byl poměr pohlaví v úplných snůškách 1:1. Z 60 % tvořily úplné snůšky samice a 0 % sameců. Ze 2 neúplných snůšek byl poměr polaví 1:1. Pohlaví mláďat bylo tvořeno z 25% samci a ze 75 % samicemi.

Shrnutí úspěšnosti jednotlivých samic v dané sezóně zobrazuje Tabulka 2. Žádná ze samic nenakladla více než 2 neúplné snůšky. Nejvíce mláďat měla samice R s celkovým počtem 16 mláďat. Naopak nejméně mláďat měla samice LOKI s celkovým počtem 3 mláďat. Průměrný počet mláďat na jednu samici činí 7,625 mláděte. S výjimkou samice H měla každá ze samic ve svých snůškách obojí pohlaví.

**Tabulka 2** Jednotlivé chovné samice, jejich počet snůšek, neúplnost snůšek a celkový počet mláďat.

samice	snůšky	neúplnost	mláďata	samci	samice
R	8	0	<b>16</b>	9	7
XY	6	1	<b>11</b>	6	5
P	4	0	<b>8</b>	3	5
MINI	5	2	<b>8</b>	4	4
Y	4	1	<b>7</b>	3	4
YZ	2	0	<b>4</b>	1	3
H	3	2	<b>4</b>	0	4
LOKI	2	1	<b>3</b>	1	2

V průměru trvala inkubace 63,117 dne. Směrodatná odchylka činí 8,032. Nejkratší inkubace trvala 44 dní. Tato hodnota byla naměřena v nejteplejší inkubační teplotě, ve 28,2 °C. Naopak nejdelší inkubace trvala 78 dní a byla naměřena naopak v nejchladnější inkubační teplotě, ve 24,2 °C.

**Tabulka 3** Průměrná délka inkubace, směrodatná odchylka, minimální doba inkubace, maximální doba inkubace. Data vycházejí z tabulky 1 viz příloha.

průměrná délka inkubace	směrodatná odchylka	minimum	maximum
63,117	8,032	44	78

V tabulce 4 vidíme průměrný čas výzkumu. Toto číslo symbolizuje, že nejvíce mlád'at se líhlo přibližně 101. den výzkumu. Poslední mládě se vylíhlo 203. den výzkumu.

**Tabulka 4** Průměr času výzkumu, směrodatná odchylka a poslední vylíhnuté mládě.

průměrný čas výzkumu	směrodatná odchylka	poslední mládě
100,970	55,932	203

Při porovnávání základního, plného modelu jsem dospěla k závěru, že jediným fixním faktorem s vlivem na pohlaví mlád'at je čas výzkumu, tedy doba, kdy se mládě narodilo ve vztahu k prvním narozeným mlád'atům dané sezóny (Tabulka 5). Čím později se mládě narodilo, tím vyšší byla pravděpodobnost, že to bude samec.

**Tabulka 5** Statistická významnost jednotlivých fixních faktorů (teplota inkubace, délka inkubace snůšky, den narození mlád'at od počátku sezóny), na pohlaví mlád'at gekona druhu *Correlophus ciliatus*.

	df	F	P
teplota	2	0,879	0,56
inkubace	1	0,045	0,60
čas výzkumu	1	5,786	< 0,05

## 6 Diskuze

Z nejméně chladnější (24,2 °C) a prostřední teploty (26,2 °C) vyšel poměr pohlaví 1:1 nebo velmi blízký této hodnotě. Z nejteplejší teploty (28,2 °C) je potom poměr pohlaví již rozdílný s převahou samic ze 75 %.

Nejvíce snůšek nakladla samice R, od které bylo 8 uplných snůšek, tedy 16 vylíhnutých mlád'at, naopak nejméně mlád'at bylo od samice LOKI, která nakladla pouze 2 snůšky, z toho 1 neúplnou, tedy celkem 3 mlád'ata (Tabulka 2). Jeden z důvodů, který mohl vézt k menšímu počtu nakladených snůšek, bylo stěhování zvířat do nových ubikací v průběhu výzkumu. Zvířata byla přesunuta do skleněných terárií (viz Metodika). Zvířata mohl přesun v průběhu sezóny rozhodit, a proto samice nenakladly obvyklý počet snůšek.

V průměru trvala inkubace 63,117 dne (Tabulka 3). Nejkratší inkubace trvala 44 dní v teplotě 28,2 °C a nejdéle trvala 78 dní v teplotě 24,2 °C. Toto jasně potvrzuje fakt, že v teplejším prostředí trvá vývoj mláďete kratší dobu, naopak v chladnější teplotě je vývoj zpomalený. V délce inkubace může hrát roli také stádium vývoje embrya v době kladení. Pokud samice snůšku „přenáší“ (nevyklade snůšku včas; důvodů může být několik, např. stres, nevhodné kladiště) může se délka inkubace výrazně zkrátit. Nejkratší zaznamenaná inkubace trvala pouze 44 dní, což je o přibližně 19 dní méně, než byl celkový průměr. V této situaci pravděpodobně došlo k „přenášení“ snůšky a tím došlo ke zkrácení inkubace. Pokud by se v takovém případě jednalo o druh s mechanismem GSD, sensitivní perioda by pravděpodobně nastala dříve, než v první třetině inkubace, jak je to běžné u gekonů podle Shine et al. (2007). Na vývoj vajíčka, které je stále v pohlavní soustavě samice, však může mít vliv více faktorů. Jedním z nich může být příjem potravy. Pokud má samice dostatečný příjem potravy, a s ní i dostatek vitaminů, může se doba od páření po dobu kladení zkrátit. Dalším faktorem by mohla být teplota, ve které se samice nachází. Ve vyšší teplotě se metabolismus samice zrychlí a tím i vývoj vajíček. Ve vrcholné fázi sezóny, kdy teplota dosahuje horní hranice, období od páření po naklazení trvá nejkratší čas.

V případě druhu vykazujícího genotypické určení pohlaví, by se dalo hlouběji zaměřit na další mechanismy, které toto určení pohlaví skýtá. Stejně jako bylo zjištěno, že u gekončiků *Eublepharis macularius* se u jednotlivých chovných párů liší hodnota  $T_{piv}$  neboli prahové teploty (Rhen et al. 2011), mohl by se u GSD druhů lišit poměr pohlaví ve snůškách od jednotlivých samic. U některých samic by ve snůškách mohli převažovat samci, u jiných zase samice. Tímto způsobem by se zároveň předcházelo možnému inbreedingu. Podle výsledků v Tabulce 2 však vidíme, že až na výjimku u samice H byl poměr pohlaví u mlád'at od jednotlivých samic téměř vyvážený.

V literární rešerši v kapitole Nová Kaledonie, jsou zmíněny průměrné teploty na Nové Kaledonii. Celý rok jsem pro snazší popis rozdělila do tří teplotních období, kdy každý tento úsek trvá 4 měsíce. Zima panuje na Nové Kaledonii přibližně od začátku června do konce září. Teplota se v tuto dobu pohybuje okolo 20 °C. Když bychom toto období měli interpretovat do našich podmínek, jedná se o říjen až leden. V tuto dobu jsou zvířata méně aktivní, přijímají méně potravy a samice nekladou vajíčka. Další dvě teplotní období jsou již zvířata plně aktivní a samice kladou vajíčka. Toto období v našich podmínkách připadá přibližně na začátek února

až konec září. Začátkem února se při zvyšování teplot začínají zvířata pářit a v průběhu března samice kladou první snůšky.

První den výzkumu započal v den vylíhnutí prvního mláděte a poslední den byl líhnutím posledního mláděte. Poslední mládě se vylíhlo 203. den výzkumu. Když k této hodnotě připočteme dobu od prvního páření po kladení první snůšky (přibližně 30 dní), dostáváme se na 233 dní. To je přibližně 7,5 měsíce, což se shoduje s délkou trvání sezóny na Nové Kaledonii, jejíž trvání bylo přibližně určeno pomocí průměrných teplot.

Podle Charnov-Bull modelu (1977) se v případě *Correlophus ciliatus* jedná o případ, kdy TSD není preferováno přírodní selekcí a teplota neovlivňuje fitness určitého pohlaví. To ovšem neznamená, že teplota nemůže hrát roli ve fitness mláďat bez ohledu na pohlaví. Vyšší inkubační teploty mohou způsobovat více stresu (Lawson a Rollinson 2021), a tak mláďata z vyšších teplot mohou vykazovat po líhnutí stres v podobě pomalejšího růstu a zhoršeného příjmu potravy. Mláďata z nižších teplot byla nejen větší, ale také se zdála být při manipulaci klidnější. Ve statistických výsledcích Warner a Shine (2006) však popisují, že v případě, že byla v analýze zahrnuta doba líhnutí mláďat v rámci sezóny, inkubační teplota neměla vliv na jejich následný růst a vývin.

Jedna z odchylek, která nastala při sběru dat a při vyhodnocování, byly neúplné snůšky, tedy vylíhnutí pouze jednoho mláděte. Příčinou bylo zkažení vejce během inkubace či se mládě nedokázalo samo dostat z vejce. Tato možná odchylka však byla vyřešena rozepisováním každé snůšky a dat každého mláděte jako jednotlivce (Tabulka 1 Samostatné přílohy). V budoucích experimentech by bylo možné tuto odchylku zredukovat u mláďat, která se nedostala z vejce, ale byla již plně vyvinutá, pomocí pitvy, která by pohlaví u vyvinutého jedince prokázala.

Sběr dat probíhal po dobu jedné sezóny. I přes to, že data byla vyhodnocována z poměrně velkého množství mláďat, myslím si, že pro lepší srovnání a zřetelnější výsledky by byly vhodnější alespoň dvě sezóny. Jak si můžeme všimnout, nejvíce dat je z teploty 26,2 °C. To bylo zapříčiněno tím, že dva inkubátory byly pořízeny až v době, kdy zvířata již kladla vejce a dříve nakladená vejce byla umístována do inkubátoru s teplotou nastavenou na 26,2 °C. Inkubátory typu ICT-P se velice osvědčily. Na trhu se nachází mnoho terarijních inkubátorů, avšak při bližším zkoumání zjistíme, že u nich může nastat odchylka až 3 °C, což je v případě výzkumu nepřijatelné. Jeden z inkubátorů, se kterým jsem výzkum prováděla (teplota 26,2 °C), nebyl laboratorního typu, avšak po celou dobu výzkumu se nacházel v temperované terarijní místnosti (26 °C), takže u něj žádné znatelné odchylky nenastaly.

V dalších výzkumech podobného charakteru, kdy jde o inkubaci snůšek, které obsahují vždy dvě vejce, bych volila metodu rozdělení vajec do odlišných inkubačních teplot, stejně jako to prováděli Rhen et al. (2011) u gekončků nočních. Inkubací v rozdílných teplotách můžeme velmi rychle vyloučit či potvrdit genotypické určení pohlaví u daného druhu.

Podle výsledků (Tabulka 1 Samostatné přílohy) vidíme, že v druhé části sezóny docházelo k líhnutí více samců. Čas výzkumu, tedy doba líhnutí mláďat v rámci sezóny, se ukázala být jediným fixním faktorem s vlivem na pohlaví mláďat (Tabulka 5 Výsledky). Tyto výsledky si zodpovídám následovně. Samci běžně pohlavně dospívají dříve než samice. Ve



chvíli, kdy jsou zvířata pohlavně dospělá (přibližně 10 měsíců věku), nedosahují ještě fyzické dospělosti. Ta je zásadní pro samice, které se mají začít účastnit rozmnožování. U nedospělých samic se totiž mohou vyskytnout komplikace s kladením vajec. Pro přibližné určení doby, kdy zvířata pohlavně dospívají, mi posloužila vlastní odchovaná zvířata, kdy jsem společně odchovala dva jedince odlišného pohlaví. Právě ve věku přibližně 10 měsíců byl již samec ochoten k páření a mou nepozorností došlo ke spáření těchto zvířat. V tomto věku samice nedosahovala fyzické dospělosti. Samici se bez komplikací podařilo naklást vejce, avšak již nedorostla do velikosti fyzicky dospělého jedince.

Označme si sezónu, kdy se pozorovaná zvířata líhnou, jako sezónu 0. Samice vylíhlé na začátku sezóny 0 mají více času na to dospět, a přibrat na váze, a na další sezónu 1 mohou být již fyzicky dospělé. Začátkem sezóny jsou také vhodnější podmínky prostředí, které přináší více potravy a nižší stupeň konkurence (Warner a Shine 2005). Někteří samci dosáhnou pohlavní dospělosti již další sezónu 1, avšak právě kvůli pozdnímu líhnutí samců a brzkému líhnutí samic v sezóně 0, se vyrovná posun, který samice vyžadují pro dosažení fyzické dospělosti. Zároveň se shodují s tvrzením Warner a Shine (2006), kterým mláďata líhnoucí se ke konci sezóny přibírala na váze pomaleji než mláďata líhnoucí se ze začátku sezóny (toto tvrzení však nemám podloženo vlastními výsedky, šlo pouze o subjektivní pozorování při odchovu mláďat). Je tedy pravděpodobné, že samci, kteří se líhli až na konci sezóny 0 budou ochotni k páření až v sezóně 2. Tito samci nebudou „obtěžovat“ samice v sezóně 1 a na začátku sezóny 2 budou již fyzicky dospělí. Výsledky Warner a Shine (2006) dále popisují velikost vajec a líhnoucích se mláďat. Při jejich pozorování byla vajíčka a následně mláďata líhnoucí se na konci sezóny větší než mláďata ze začátku sezóny. Mláďata ze začátku sezóny jsou tedy menšího vzrůstu, ale rostou rychleji, naopak z konce sezóny jsou větší, ale rostou kvůli klesající teplotě pomaleji. Větší vzrůst při líhnutí mláďat na konci sezóny by tak mohl částečně nahradit určitý časový úsek, který by mláďata strávila v příznivých podmínkách.

Jak je již zmíněno v Metodice, pohlaví mláďat bylo poprvé určeno ve dvou až třech měsících. V případě samců jsou jasně viditelné femorální póry, u samic jsou šupiny nad kloakou „čisté“, bez pórů. Přes to byla mláďata, určená jako samice, za měsíc znovu zkontrolována. V případě odchovu dvou mláďat samčího pohlaví v jednom odchovném boxu se může stát, že jeden ze samců (menší/slabší jedinec) „skrývá“ femorální póry před druhým silnějším samcem.

Intraspecifická komunikace pomocí chemických signálů je široce rozšířena mezi obratlovci (Stoddart 1980) a plazi nejsou výjimkou (Halpern 1992; Mason 1992; Cooper 1994). U mnoha ještěřů hraje sekrece z kůže (Mason a Gutzke 1990), kloaky (Cooper a Trauth 1992) či femorálních pórů (Alberts 1990) důležitou roli v komunikaci. Femorální póry fungují na bázi žláz s holokrinní sekrecí (Mason 1992). Sekret těchto žláz je primárně tvořen proteiny (Cole 1966; Fergusson et al. 1985), které mají nízkou volatilitu. Zvířata jsou schopna detekovat sekret pomocí vomeronasálního orgánu (Halpern 1987). Právě díky nízké volatilitě jsou zvířata schopná detekovat sekret i dlouhou dobu od chvíle, kdy je jedinec na místě zanechal (Alberts a Werner 1993). Největší produkce žláz nastává v období páření (Mason 1992). Díky umístění pórů na ventrální straně těla dochází k nepřetržitému značení teritoria daného jedince (Fergusson et al. 1985). Díky tomu může být v přírodě zamezeno nechtěným setkáním a projevům agonistického chování (Aragón et al. 2001).

V tomto případě, kdy v odchovném boxu není možnost úniku, by to mohlo znamenat, že se menší samec snaží maskovat a projevovat se jako samice. V důsledku toho, že nemá znatelné póry, nebude docházet k vylučování sekretu. Dominantní samec se tak pravděpodobně nebude projevovat agresivně vůči druhému samci, kterého pokládá za samici.

I přes to, že se podle statistických výsledků ukázalo, že teplota nehraje v případě *Correlophus ciliatus* roli v určení pohlaví, stále nejsem z výsledků plně přesvědčena, že je u těchto gekonů pouze genotypické určení pohlaví. Nejvyšší teplota (28,2 °C) se ukázala být ve prospěch líhnutí samic, avšak z této teploty byl nejmenší vzorek inkubovaných vajíček, a tak nelze není vhodné vyvozování závěrů. Alespoň si tedy dovoluji poukázat na tyto výsledky, které podle mého názoru stojí za hlubší výzkum. I přes to, že je teplota zásadním faktorem ovlivňujícím pohlavím u TSD druhů, není jediným. Dalším vnějším faktorem, který by mohl mít vliv na vývoj pohlaví je vlhkost substrátu (Janzen a Paukstis 1991). *Correlophus ciliatus* má vápenitá vejce. Ta reagují na vlhkost a během inkubace svůj objem až zdvojnásobí. Samice si tak eventuálně místo pro klazení nevolí pouze jen podle množství slunce dopadajícího na vybrané místo (Freedberg et al. 2011) nebo podle hustoty vegetace, která místo zastiňuje (Mitchel et al. 2013). V minulosti byla ve výzkumech také zohledňována hloubka, do které samice snůšku nakladla (van de Merve et al. 2006).

Vzhledem k dostupnosti a relativně snadnému chovu i dalších vejcorodých druhů gekonů bývalého rodu *Rhacodactylus*, by určitě stálo za to, problematiku genotypického a teplotního určení pohlaví u těchto gekonů prozkoumat více do hloubky. U druhu *Rhacodactylus auriculatus* se autoři Seipp a Henkel (2000) a Vosjoli et al. (2003) rozcházejí v modelu líhnutí pohlaví z dané teploty. Tato neshoda by mohla u *R. auriculatus* také znamenat přítomnost genotypického určení pohlaví stejně jako je tomu u *C. ciliatus*.

I přes to, že je *Correlophus belepensis* teprve nedávno popsáným druhem, dalo by se díky své podobnosti s *Correlophus ciliatus* předpokládat, že bude vykazovat velmi podobné mechanismy určující pohlaví, právě jako *C. ciliatus*.

Cílem této práce bylo srovnání výsledných pohlaví z jednotlivých inkubačních teplot a rozvinutí myšlenky, že i druhy s pohlavními chromozómy mohou vykazovat určitou citlivost na inkubační teplotu. Z teploty 28,2 °C se poměr pohlaví nejvíce lišil, avšak množství dat z této teploty není dostatečné k vyvozování závěrů. Předložené zdůvodnění líhnutí samců v pozdějším období sezóny považuji za zajímavou myšlenku, která je zároveň podložena fakty z předešlých výzkumů. Téma teplotního určení pohlaví je velmi zajímavé a obsáhlé, a i přes množství prováděných výzkumů stále není přesně vymezen mechanismus, kterým se určování pohlaví řídí. Doufám, že v následujících letech bude tato problematika zkoumána více do hloubky a přinese nové zajímavé poznatky.

## 7 Závěr

- Nebylo prokázáno TSD u *Correlophus ciliatus*, avšak při inkubaci v teplotě 28,2 °C byl poměr pohlaví ve prospěch samic.
- Výsledky potvrzují přítomnost mechanismu GSD u *Correlophus ciliatus*.
- Nově se zjistilo, že poměr pohlaví vylíhnutých mláďat se může měnit v závislosti na období sezóny.
- Samice se líhnou spíše na začátku sezóny, samci v pozdějším období.
- Samice mají díky líhnutí na začátku sezóny dostatek času dorůst do fyzické dospělosti před dosažením pohlavní dospělosti samců.
- Ráda bych touto prací inspirovala k dalšímu zkoumání mechanismů určení pohlaví a dalších faktorů, které jsou s tím úzce spojené, i u dalších druhů novokaledonských gekonů, dříve patřících do společného rodu *Rhacodactylus*.

## 8 Literatura

- Alberts AC, Werner DI. 1993. Chemical recognition of unfamiliar conspecifics by green iguanas: functional significance of different signal components. *Animal Behaviour* **46**:197-199.
- Alberts AC. Chemical properties of femoral gland secretions in the desert iguana, *Dipsosaurus dorsalis*. *Journal of Chemical Ecology* **16**:13-25.
- Aragón P, Lopéz P, Martín J. 2001. Discrimination of Femoral Gland Secretions from Familiar and Unfamiliar Conspecifics by Male Iberian Rock-Lizards, *Lacerta monticola*. *Journal of Herpetology* **35**:346-350.
- Bachtrog D et al. 2014. Sex Determination: Why So Many Ways of Doing It? *PLOS Biology* **12** (e1001899) DOI: 10.1371/journal.pbio.1001899.
- Baldwin R, Repashey A. 1998. Back with a vengeance: the New Caledonian crested gecko (*Rhacodactylus ciliatus*). *Reptiles* **6**:32-42.
- Bauer AM, Henle K. 1994. Liste der rezenten Amphibien und Reptilien: Gekkonidae. Part 1, Australia and Oceania. *Das Tierreich* **109**:306.
- Bauer AM, Jackman TR, Sadlier RA. 2012. Revision of the giant geckos of New Caledonia (Reptilia: Diplodactylidae: Rhacodactylus). *Zootaxa* **3404**:1-52.
- Bauer AM, Sadlier RA. 1993. Systematics, Biogeography and Conservation of the Lizards of New Caledonia. *Biodiversity Letters* **1**:107-122.
- Bauer AM, Sadlier RA. 2000. The Herpetofauna of New Caledonia. *Society for the Study of Amphibians and Reptiles* **12**:310.
- Bauer AM, Sadlier RA. 2001. New data on the distribution, status, and biology of the New Caledonian giant geckos (Squamata: Diplodactylidae: Rhacodactylus spp.). *Amphibian and Reptile Conservation* **2**:24-29.
- Bauer AM. 1990. Phylogenetic systematics and biogeography of the Carphodactylini (Reptilia: Gekkonidae). *Bonner zoologische Monographien* **30**:1-220.
- Bavay A. 1869. Catalogue des reptiles de la Nouvelle-Calédonie et description d'espèces nouvelles. *Mémoires de la Société Linnéenne de Normandie* **15**:1-37.
- Böhme W, Henkel FW. 1985. Zur Kenntnis der Herpetofauna Neukaledoniens, speziell der Gattung *Rhacodactylus* (Sauria: Gekkonidae). *Herpetofauna* **7**:23-29.
- Both AR. 1999. The New Caledonian crested gecko (*Rhacodactylus ciliatus*). *Reptile Hobbyist* **4**:36-41.
- Bull JJ, 1983. Evolution of sex determining mechanisms. Benjamin/Cummings, California.
- Bull JJ. 1980. Sex Determination in Reptiles. *The Quarterly Review of Biology* **55**:3-21.
- Bull JJ. 1981. Evolution of environmental sex determination from genotypic sex determination. *Heredity* **47**:173-184.
- Bull JJ. 2015. Reptile sex determination goes wild. *Nature* **523**:43-44.

- Cole CJ. 1966. Femoral Glands in Lizards: A Review. *Herpetologica* **22**:199-206.
- Congdon J, Nagle R, Dunham A, Beck CW, Kinney OM, Yeomans R. 1999. The relationship of body size to survivorship of hatchling snapping turtles (*Chelydra serpentina*): an evaluation of the “bigger is better” hypothesis. *Oecologia* **121**:224-235.
- Cooper WE, Trauth SE. Discrimination of Conspecific Male and Female Cloacal Chemical Stimuli by Males and Possession of a Probable Pheromone Gland by Females in a Cordylid Lizard, *Gerrhosaurus Nigrolineatus*. *Herpetologica* **48**:229-236.
- Cooper WE. 1994. Chemical discrimination by tongue-flicking in lizards: A review with hypotheses on its origin and its ecological and phylogenetic relationships. *Journal of Chemical Ecology* **20**:439-487.
- Cornejo-Páramo P, Lira-Noriega A, Ramírez-Suástegui C, Méndez-de-la-Cruz FR, Székely T, Urrutia AO, Cortez D. 2020. Sex determination systems in reptiles are related to ambient temperature but not to the level of climatic fluctuation. *Evolutionary Biology* **20**:103.
- Cree A, Thompson MB, and Daugherty CH. 1995. Tuatara sex determination. *Nature* **375**:543.
- De Vosjoli P, Fast F, Repashy A. 2003. *Rhacodactylus: The Complete Guide to their Selection and Care*. Advanced Visions Inc., California.
- Dibattista JD, Feldheim KA, Gruber SH, Hendry AP. 2007. When bigger is not better: selection against large size, high condition and fast growth in juvenile lemon sharks. *Journal of Evolutionary Biology* **20**:201-212.
- Ewert MA, Lang JW, Nelson CE. 2005. Geographic variation in the pattern of temperature-dependent sex determination in the American snapping turtle (*Chelydra serpentina*). *Journal of Zoology* **265**:81-95.
- Ewert MA, Nelson CE. 1991. Sex Determination in Turtles: Diverse Patterns and Some Possible Adaptive Values. *Copeia* **1**:50-69.
- Ferguson M, Joanen T. 1982. Temperature of egg incubation determines sex in Alligator mississippiensis. *Nature* **296**:850-853.
- Fergusson B, Bradshaw SD, Cannon JR. 1985. 5. Hormonal control of femoral gland secretion in the lizard, *Amphibolurus ornatus*. *General and Comparative Endocrinology* **57**:371-376.
- Forsman A. 1993. Survival in Relation to Body Size and Growth Rate in the Adder, *Vipera berus*. *Journal of Animal Ecology* **62**:647-655.
- Frank SA, Swingland IR. 1988. Sex ratio under conditional sex expression. *Journal of Theoretical Biology* **135**:415-418.
- Freedberg S, Ewert MA, Nelson CE. 2001. Environmental effects on fitness and consequences for sex allocation in a reptile with environmental sex determination. *Evolutionary Ecology Research* **3**:953-967.
- Freedberg S, Lee C, Pappas M. 2011. Agricultural practices alter sex ratios in a reptile with environmental sex determination. *Biological Conservation* **144**:1159-1166.

- Gamble T. 2010. A Review of Sex Determining Mechanisms in Geckos (Gekkota: Squamata). *Sexual Development* **4**:88-103.
- Grandcolas P, Murienne J, Robillard T, Desutter-Grandcolas L, Jourdan H, Guilbert E, Deharveng L. 2008. New Caledonia: A Very Old Darwinian Island? *Philosophical Transactions of The Royal Society B* **363**:3309-3317.
- Griffing AH, Sanger TJ, Epperlein L, Bauer AM, Cobos A, Higham TE, Naylor E, Gamble T. 2021. And thereby hangs a tail: morphology, developmental patterns and biomechanics of the adhesive tails of crested geckos (*Correlophus ciliatus*). *Proceedings of The Royal Society B* **288**:0210650.
- Hall J. 2021. Temperature-dependent sex determination in reptiles. *Herpetocultural Magazine* **3**:25-32.
- Halpern M. 1987. The Organization and Function of the Vomeronasal System. *Annual review of neuroscience* **10**:325-362.
- Halpern M. 1992. Nasal chemical senses in reptiles: structure and function. Pages 423-522 in Gans C, Crews D, editors. *Biology of the Reptilia 18. Hormones, Brain and Behaviour*. University of Chicago Press, Chicago.
- Henkel FW. 1987. Haltung und Zucht von *Rhacodactylus sarasinorum*. *Herpetofauna* **9**:25-26.
- Henkel FW. 1988. *Rhacodactylus sarasinorum* Roux. *Sauria* **10**:125-128.
- Holleley C, O'Meally D, Sarre SD, Graves JAM, Ezaz T, Matsubara K, Azad B, Zhang X, Georges A. 2015. Sex reversal triggers the rapid transition from genetic to temperature-dependent sex. *Nature* **523**:79-82.
- Charnier M. 1966. Action of temperature on the sex ratio in the *Agama agama* (Agamidae, Lacertilia) embryo. *C R Seances Soc Biol Fil* **160**:620-622.
- Charnov EL, Bull J. 1977. When is sex environmentally determined? *Nature* **266**:828-830.
- Charnov EL, Bull JJ. 1989a. Non-fisherian sex ratios with sex change and environmental sex determination. *Nature* **338**:148-150.
- Charnov EL, Bull JJ. 1989b. The primary sex ratio under environmental sex determination. *Journal of Theoretical Biology* **139**:431-436.
- Chazeau J. 1993. Research on New Caledonian Terrestrial Fauna: Achievements and Prospects. *Biodiversity Letters* **1**:123-129.
- Janzen FJ, Paukstis GL. 1991. Environmental Sex Determination in Reptiles: Ecology, Evolution, and Experimental Design. *The Quarterly Review of Biology* **66**:149-179.
- Janzen FJ, Paukstis GL. 1991. Environmental sex determination in reptiles: ecology, evolution, and experimental design. *The Quarterly Review of Biology* **66**:149-179.
- Janzen FJ, Phillips PC. 2006. Exploring the evolution of environmental sex determination, especially in reptiles. *Journal of Evolutionary Biology* **19**:1775-1784.
- Klátíl L. 2010. Pagekoni rodu *Rhacodactylus*. *Robimaus, Rudná u Prahy*.

- Kullmann B. 1995. Über die Wiederentdeckung des Kronengeckos (*Rhacodactylus ciliatus*) in Neu Kaledonien. *Elaphe* **3**:68-71.
- Lawson L, Rollinson N. 2021. A simple model for the evolution of temperature-dependent sex determination explains the temperature sensitivity of embryonic mortality in imperiled reptiles. *Conservation Physiology* **9** (coab020) DOI: 10.1093/conphys/coab020.
- Les HL, Paitz RT, Bowden RM. 2007. Experimental test of the effects of fluctuating incubation temperatures on hatchling phenotype. *Journal of Experimental Zoology* **307**:274-280.
- Mason RT, Gutzke WHN. 1990. Sex recognition in the leopard gecko, *Eublepharis macularius* (Sauria: Gekkonidae) Possible mediation by skin-derived semiochemicals. *Journal of Chemical Ecology* **16**:27-36.
- Mason RT. 1992. Reptilian pheromones. Pages 114-228 in Gans C, Crews D, editors. *Biology of the Reptilia 18. Hormones, Brain and Behaviour*. University of Chicago Press, Chicago.
- Mitchell TS, Maciel JA, Janzen FJ. 2013. Does sex-ratio selection influence nest-site choice in a reptile with temperature-dependent sex determination? *Biological Sciences* **280**:1-7.
- Moffat LA. 1985. Embryonic development and aspects of reproductive biology in the tuatara, *Sphenodon punctatus*. In *Biology of the Reptilia* **14**:494-521.
- Myers A. 1997. The maintenance and breeding of Sarasin's gecko, *Rhacodactylus sarasinorum* Roux. *Reptilian* **5**:34-36, 38-39.
- Olsson M, Shine R. 1997. The Limits to Reproductive Output: Offspring Size Versus Number in the Sand Lizard (*Lacerta agilis*). *The American Naturalist* **149**:179-188.
- O'Meally D. 2010. *Evolution of Reptile Sex Chromosomes*. Australian National University, Canberra.
- Pieau C, Dorizzi M, Richard-Mercier N, Desvage G. 1998. Sexual differentiation of gonads as a function of temperature in the turtle *Emys orbicularis*: Endocrine function, intersexuality and growth. *Journal of Experimental Zoology* **281**:400-408.
- Pieau C, Dorizzi M, Richard-Mercier N. 1999. Temperature-dependent sex determination and gonadal differentiation in reptiles. *Cellular and Molecular Life Sciences* **55**:887-900.
- Pieau C, Dorizzi M. 2004. Oestrogens and temperature-dependent sex determination in reptiles: all is in the gonads. *Journal of Endocrinology* **181**:367-377.
- Pokorná et al. 2011. Strong conservation of the bird Z chromosome in reptilian genomes is revealed by comparative painting despite 275 million years divergence. *Chromosoma* **120**:455.
- Pokorná M, Kratochvíl L. 2009. Phylogeny of sex-determining mechanisms in squamate reptiles: are sex chromosomes an evolutionary trap? *Zoological Journal of the Linnean Society* **156**:168-183.
- Pokorná M. 2011. *Evoluce způsobů určování pohlaví a genomů u šupinatých plazů (Reptilia: Squamata)* [DSc. Thesis]. Univerzita Karlova, Praha.

- Qualls FJ, Shine R. 2000. Post-hatching environment contributes greatly to phenotypic variation between two populations of the Australian garden skink, *Lampropholis guichenoti*. *Biological Journal of the Linnean Society* **71**:315-341.
- Rhen T, Schroeder A, Sakata JT, Huang V, Crews D. 2011. Segregating variation for temperature-dependent sex determination in a lizard. *Heredity* **106**:649-660.
- Seipp R, Henkel FW. 2000. *Rhacodactylus: Biology, Natural History & Husbandry*. Edition Chimaira, Frankfurt am Main.
- Seipp R, Obst FJ. 1994. Beschreibung einer neuen Unterart des neukaledonischen *Rhacodactylus leachianus* Cuvier 1829. *Senckenbergiana Biologica* **74**:205-211.
- Seipp R, Klemmer K. 1994. Wiederentdeckung von *Rhacodactylus ciliatus* Guichenot 1866 im Süden Neukaledoniens (Reptilia: Sauria: Gekkonidae). *Senckenbergiana Biologica* **74**:199-204.
- Shine R, Warner DA, Radder R. 2007. Windows of embryonic sexual lability in two lizard species with environmental sex determination. *Ecology* **88**:1781-1788.
- Shine R. 1999. Why is sex determined by nest temperature in many reptiles? *Trends in Ecology & Evolution* **14**:186-189.
- Sinervo B, Zamudio K, Doughty P, Huey RB. 1992. Allometric Engineering: A Causal Analysis of Natural Selection on Offspring Size. *Science* **258**:1927-1930.
- Solari AJ. 1994. *Sex chromosomes and sex determination in vertebrates*. CRC Press, Florida.
- Sorci G, Clobert J. 1999. Natural selection on hatchling body size and mass in two environments in the common lizard (*Lacerta vivipara*). *Evolutionary Ecology Research* **1**:303-316.
- Stoddart DM. 1980. *The Ecology of Vertebrate Olfaction*. Chapman and Hall, Londýn.
- Storelli A. 1994. Gecko nouveau! On a retrouvé le ciliatus! *Les Nouvelles Hebdo* **320**:16-17.
- Thompson MB. 1990. Incubation of eggs of tuatara, *Sphenodon punctatus*. *Zoological Society of London* **222**:303-318.
- Valenzuela N, Adams DC, Janzen FJ. 2003. Pattern Does Not Equal Process: Exactly When Is Sex Environmentally Determined? *The American Naturalist* **161**:676-683.
- Valenzuela N, Lance VA. 2004. *Temperature Dependent Sex Determination in Vertebrates*. Smithsonian Books, Washington.
- Valenzuela N. 2004. Temperature-dependent sex determination. Pages 65–80 in Deeming DC, editor. *Reptilian Incubation: Environment & Behaviour*. Nottingham University Press, Nottingham.
- Van de Merve J, Ibrahim K, Whittier J. 2006. Effects of Nest Depth, Shading, and Metabolic Heating on Nest Temperatures in Sea Turtle Hatcheries. *Chelonian Conservation and Biology* **5**:210-215.
- Vergner I. 2001. Ještěři – biologie, chov. Gekoni 1. Madagaskar, Jihlava.



- Wapstra E, Warner DA. 2010. Sex allocation and sex determination in squamate reptiles. *Sex Development* **4**:110-118.
- Warner D, Shine R. 2008. The adaptive significance of temperature-dependent sex determination in a reptile. *Nature* **451**:566-568.
- Warner DA, Shine R. 2005. The adaptive significance of temperature-dependent sex determination: experimental tests with a short-lived lizard. *Evolution* **59**:2209-2221.
- Warner DA, Shine R. 2007. Fitness of juvenile lizards depends on seasonal timing of hatching, not offspring body size. *Oecologia* **154**:65-73.
- Wibbels T, Bull JJ, Crews D. 1994. Temperature-dependent sex determination: a mechanistic approach. *Journal of Experimental Zoology* **270**:71-78.
- Wibbels T, Crews D. 1994. Putative aromatase inhibitor induces male sex determination in a female unisexual lizard and in a turtle with temperature-dependent sex determination. *Journal of Endocrinology* **141**:295-299.

## 9 Seznam použitých zkratk a symbolů

- GSD – „genotypic sex determination“ neboli genotypické určení pohlaví
- TSD – „temperature-dependent sex determination“ neboli teplotní určení pohlaví
- ESD – „environmental sex determination“ neboli faktory vnějšího prostředí ovlivňující pohlaví
- $T_{piv}$  – „pivotal temperature“ neboli prahová teplota
- MF – „male-female“ neboli samec-samice, vzor teplotního určení pohlaví
- FM – „female-male“ neboli samice-samec, vzor teplotního určení pohlaví
- FMF – „female-male-female“ neboli samice-samec-samice, vzor teplotního určení pohlaví
- SVL – „snout-vent length“ neboli velikost těla bez ocasu
- 1.0 – samec
- 0.1 – samice

## 10 Samostatné přílohy

**Tabulka 1.** Záznam výzkumu, kdy u každého mláděte bylo zaznamenáno pohlaví (1.0/0.1), teplota inkubace (1/2/3), úplnost snůšky (A-ano/N-ne), samice, čas výzkumu (dny) a délka inkubace (dny).

pohlaví	teplota	snůška	samice	čas	délka
1.0	2	A	MINI	1	57
0.1	2	A	MINI	1	57
1.0	2	A	R	4	61
0.1	2	A	R	4	61
1.0	2	A	XY	20	68
0.1	2	A	XY	20	68
0.1	2	N	Y	28	55
0.1	2	A	H	29	63
0.1	2	A	H	29	63
1.0	2	A	P	36	61
0.1	2	A	P	36	61
1.0	2	A	MINI	39	59
0.1	2	A	MINI	39	59
1.0	2	A	R	42	62
0.1	2	A	R	42	62
1.0	2	N	XY	51	64
0.1	3	A	R	62	58
0.1	3	A	R	58	58
0.1	2	A	MINI	68	64
0.1	2	A	MINI	68	64
0.1	2	A	XY	80	60
0.1	2	A	XY	80	60
1.0	1	A	Y	86	76
1.0	1	A	Y	86	76
0.1	3	N	H	86	55
0.1	1	A	P	87	77
0.1	1	A	P	87	77
1.0	2	N	LOKI	93	61
1.0	2	A	Y	105	57
0.1	2	A	Y	105	57
1.0	2	A	XY	112	57
0.1	2	A	XY	112	57
0.1	3	A	LOKI	113	54
0.1	3	A	LOKI	113	54
0.1	1	A	R	117	72
0.1	1	A	R	117	72

pohlaví	teplota	snůška	samice	čas	délka
0.1	1	A	YZ	121	71
0.1	1	A	YZ	121	71
1.0	2	A	R	125	58
1.0	2	A	R	125	58
0.1	3	A	Y	128	56
0.1	3	A	Y	128	56
1.0	3	A	XY	128	56
0.1	3	A	XY	128	56
1.0	2	A	YZ	136	60
0.1	2	A	YZ	136	60
1.0	3	A	R	145	56
0.1	3	A	R	145	56
0.1	1	N	H	145	72
1.0	1	N	MINI	151	75
1.0	1	A	P	159	72
0.1	1	A	P	159	72
1.0	2	A	R	161	65
1.0	2	A	R	161	65
1.0	1	A	XY	189	78
1.0	1	A	XY	189	78
1.0	2	A	P	189	65
0.1	2	A	P	189	65
1.0	3	N	MINI	194	44
1.0	1	A	R	203	77
1.0	1	A	R	203	77