

UNIVERZITA PALACKÉHO V OLOMOUCI

Přírodovědecká fakulta

Katedra zoologie a ornitologická laboratoř



**Časování reprodukce u savců: význam sezonality
a kondice jedince**

Bakalářská práce

Marie Mozgová

Studijní program: Biologie
Studijní obor: Systematická biologie a ekologie
Forma studia: Prezenční

Olomouc 2016

Vedoucí práce: Mgr. Peter Adamík, Ph.D

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem uvedenou bakalářskou práci vypracovala samostatně pod vedením Mgr. Petera Adamíka, Ph.D. a za použití ocitovaných zdrojů.

V Olomouci dne

.....

Podpis

Poděkování

Chtěla bych poděkovat svému vedoucímu bakalářské práce Peteru Adamíkovi za poskytnutý čas a rady při vyhledávání literatury a zpracování textu.

Bibliografická identifikace

Jméno a příjmení autora: Marie Mozgová

Název práce: Časování reprodukce u savců: význam sezonality a kondice jedince

Typ práce: Bakalářská práce

Pracoviště: Katedra zoologie a ornitologická laboratoř

Vedoucí práce: Mgr. Peter Adamík, Ph.D.

Rok obhajoby práce: 2016

Abstrakt

Načasování reprodukce je nejdůležitějším procesem v životě každého savce, kterým zajišťuje úspěšné přenesení genů do další generace. Načasování reprodukce závisí nejen na tělesné kondici jedince, ale i na okolním sezónním prostředí, kterému musí čelit. U většiny savců reprodukce souvisí s dostupností zdrojů potravy, přičemž se nejdůležitější fáze reprodukce shodují s maximální dostupností potravy. Ve své práci se zaměřuji na některé skupiny savců, kdy rozebírám vybrané druhy a srovnávám je mezi sebou. Nakonec popisuji společné faktory ovlivňující načasování reprodukce u těchto skupin.

Klíčová slova: načasování reprodukce, tělesná kondice, sezonalita, dostupnost potravy, sociální postavení, věk samice, velikost vrhu

Počet stran: 29

Počet příloh: 0

Jazyk: český

Bibliographical identification

Author's first name and surname: Marie Mozgová

Title: Timing of reproduction in mammals: the role of seasonality and individual condition

Type of thesis: Bachelor

Department: Dept. of Zoology and Laboratory of Ornithology

Supervisor: Mgr. Peter Adamík, Ph.D.

The year of presentation: 2016

Abstract

The timing of reproduction is the most important process in the life of mammals, which ensures the successful transfer of genes to the next generation. The timing of reproduction depends on the condition of the individual and on the seasonal environment. In most mammals reproduction is linked to the availability of food resources. The most important phase of the reproduction coincides with the maximum availability of food. In my thesis I focus on selected groups of mammals and I compare their strategies. Finally, I describe common factors affecting the timing of reproduction in these groups.

Key words: timing of reproduction, body condition, seasonality, availability of food, social status, age of females, litter size

Number of pages: 29

Number of appendices: 0

Language: Czech

Obsah

1. Úvod	1
2. Načasování reprodukce	2
2.1. Reprodukční strategie	4
3. Přehled napříč taxonomickými skupinami	5
3.1. Drobní savci	5
3.1.1. Studie drobných savců	5
3.1.2. Problematika načasování reprodukce u plcha velkého	9
3.1.3. Závěr	11
3.2. Šelmy	12
3.2.1. Závěr	12
3.3. Primáti	13
3.3.1. Závěr	14
3.4. Kopytníci	15
3.4.1. Závěr	16
4. Závěr	17
5. Literatura	18

1. Úvod

Načasování reprodukce je nejdůležitějším celoživotním procesem každého organismu. Přesné načasování reprodukce, některé druhy časují rozmnožování dříve jiné později v sezóně, se tak stává rozhodujícím pro úspěšnost reprodukce. Období rozmnožování je zahájeno pářením jednotlivců a končí odstavením mláďat. U některých druhů je reprodukční cyklus krátký, pouze několik týdnů až měsíců, jiné druhy mají mnohem delší reprodukční cyklus. Většina savců se proto snaží kopírovat důležité fáze reprodukce, laktace a odstavení mláďat, s maximální dostupností zdrojů potravy.

Ve své práci rozebírám načasování reprodukce u jednotlivých vybraných skupin savců, které nakonec srovnávám mezi sebou a vyzdvihuji společné faktory. U některých skupin se zabývám také velikostmi vrhů, které s načasování reprodukce souvisí. Pro lepší pochopení uvádím na začátku své práce obecné znaky, které se týkají problematiky načasování v sezónním prostředí. Nejvíce pozornosti věnuji plchovi velkému, z důvodu komplikovanosti jeho reprodukčního rozhodnutí. Drobnými savci jsou myšleny druhy dosahující výšky maximálně 50 cm.

2. Načasování reprodukce

Než se začnu zabývat načasováním reprodukce u konkrétních druhů savců, je třeba poukázat na problematiku tohoto procesu. Načasování reprodukce je nejdůležitějším procesem životní historie (Varpe et al. 2007; Bieber et al. 2012). Savci vždy stojí před rozhodnutím, zdali vstoupit do reprodukce či ne a jak velkou část svých zdrojů (tj. energie a čas) do reprodukce alokovat (Bell 1980).

Teprve po dosažení pohlavní dospělosti dochází k reprodukci. Věk, při kterém jsou jedinci pohlavně vyspělí, se mezi druhy velmi liší. Jinými slovy, nástup reprodukce pozitivně koreluje s délkou života, neboli dlouhověké druhy iniciují reprodukci později. Pohlavní dospělost je možné přesně předpovědět u dobře studovaných jedinců (Bell 1980). Obecně je u savců známo, že samice dospívají dříve než samci (Bell 1980; Bradley & Safran 2014).

S přibývajícím věkem se u samic zvyšuje plodnost a u samců reprodukční úspěšnost (Bell 1980). Vliv věku v rámci načasování reprodukce je patrný i mezi jednotlivci. Starší jedinci se rozmnožují dříve než mladší (Verhulst & Nilsson 2008; Clutton-Brock et al. 1996; Rieger 1996; Langvatn et al. 2004). U samců má vliv na úspěšnost reprodukce také tělesná velikost a předchozí zkušenosti (Bell 1980).

Variabilita v načasování reprodukce je nejlépe pozorovatelná v sezónním prostředí (například v mírném podnebném pásmu), a to z důvodu krátké vegetační sezóny. Proměnlivé prostředí je charakterizováno sezónním kolísáním v dostupnosti potravy a změnami klimatu (Bieber et al. 2012). S takovými podmínkami se potýkají organismy v arktickém, subarktickém, mírném podnebném pásmu a tam, kde se střídají nepříznivé (sucho, nebo zima) a příznivé (hojnost potravy) období (Fairbairn 1977). V těchto oblastech je počet měsíců s dostupnou potravou nízký. Proto je načasování reprodukce nejkritičtější rozhodnutím. U mnoha savců je běžnou adaptací na proměnlivé prostředí tzv. sezónnost reprodukce (Lewis & Kappeler 2005), která je charakterizována narozením mláďat do co nejpříznivějších podmínek s největší pravděpodobností jejich přežití (Broussard et al. 2009). Takové podmínky se vyznačují vysokou dostupností potravy, která je klíčová zejména

ve dvou fázích vývoje mlád'at. Za prvé, před ukončením laktace, kdy potrava zajišťuje samičím dostatek energie na pokrytí vysokých energetických požadavků mlád'at. Za druhé, po odstavení mlád'at, kdy umožňuje jejich rychlý růst (Millar 1977; Lebl et al. 2010).

Kolisání v dostupnosti potravy ovlivňuje chování a fyziologii mnoha savců (Lewis & Kappeler 2005). Hibernanti jsou na sezónní podmínky přizpůsobeni tím, že si hromadí potravu v podobě tukových, nebo potravních zásob a následně ji využívají při hibernaci (Bieber & Ruf 2004).

Ve většině případů se období maximální dostupnosti potravy opakuje v cirkanuálních intervalech. Proto mnoho zvířat využívá signál fotoperiody, nebo endogenní cirkanuální hodiny. Zvířata díky tomu dokážou předpovědět příchod období s největší dostupností potravy a připravit se na něj (Bronson 1988 in Lebl et al. 2010). Mezi savci to vede k rozdílnosti v načasování a délce období reprodukce (McAllan & Dickman 1986).

Načasování reprodukce se v důsledku projeví ve fitness jednotlivce (Varpe et al. 2007; Bieber et al. 2012). Každý jedinec by se měl snažit o maximalizaci fitness tím, že zanechá co největší počet potomků (Stearns 1992), a tak bude mít ve srovnání s ostatními jedinci vyšší fitness (Tkadlec 2013). Přesné načasování vrhů mlád'at je také důležitým faktorem pro celoživotní reprodukční úspěch (tj. počet mlád'at za celý život jedince), který se jedinci snaží maximalizovat stejně jako fitness (Lebl et al. 2010).

V rámci životní historie, která představuje adaptaci na konkrétní přirozené prostředí (Bell 1980), probíhá trade-off mezi dvěma komponentami fitness: přežíváním a plodností (Stearns 1992; Tkadlec 2013). Trade-off můžeme charakterizovat jako výběr mezi dvěma procesy, které se navzájem vylučují. Jeden proces je maximalizován na úkor toho druhého. V reprodukci máme následující trade-offs: reprodukce x přežití; současná x budoucí reprodukce; počet x velikost mlád'at a poměr pohlaví (Stearns 1992).

V další kapitole uvádím řadu příkladů, jaké reprodukční strategie využívají savci k vypořádání se s měnícími se podmínkami.

2.1. Reprodukční strategie

Nezákladnější reprodukční strategie u savců jsou tzv. semelparie a iteroparie. Tyto strategie jsou charakterizovány četností rozmnožování za život. U semelparie dochází k reprodukci pouze jednou za život, po které většinou následuje smrt. U iteroparie dochází během života k opakované reprodukci. Semelparie je charakteristická hlavně pro bezobratlé a ryby. U savců je mnohem častější iteroparie (Bell 1980). Známým příkladem semelparie u savců jsou vačnatci rodu *Antechinus*, u kterých je období rozmnožování velice krátké (McAllan & Dickman 1986).

Na základě počtu generací za rok a odlišné délky vývoje potomků rozdělujeme organismy na tzv. univoltinní a multivoltinní. Univoltinní druhy (velcí savci a ptáci) mají jednu generaci za rok a jejich potomci se vyvíjejí delší období (Clutton-Brock et al. 1987 in Ergon 2007). Multivoltinní druhy (např. hlodavci) mají několik generací za rok, můžou se opakovaně rozmnožovat během období reprodukce a jejich potomci se vyvíjejí kratší období (hlodavci) (Roff 1992 in Ergon 2007).

Na základě požadavků na zdroje během reprodukce rozdělujeme savce na tzv. capital breeders a income breeders. Capital breeders (například sifaka) si vytváří předem zásoby energie, které využívají během reprodukce. Během ní potravu nepřijímají. Tato strategie je výhodnější v nepředvídatelném prostředí. Income breeders (například hlodavci) přizpůsobují příjem potravy aktuálním energetickým potřebám na reprodukci, aniž by se spoléhali na zásoby energie. Tato strategie je výhodnější v předvídatelném prostředí, tj. s neomezenými zdroji potravy (Jönsson 1997; Stearns 1992).

3. Přehled napříč taxonomickými skupinami

Většina studií na načasování reprodukce u savců se věnuje kopytníkům, o něco méně studií ostatním savcům. U kopytníků se autoři také zabývají synchronním nástupem reprodukce, která je v mírném podnebném pásmu pro tuto skupinu charakteristická (Bowyer et al. 1998). Ve své práci se zaměřuji hlavně na studie drobných savců. Jiným skupinám savců se věnuji pouze okrajově.

Studie jsem rozdělila do následujících skupin: drobní savci, primáti, šelmy a kopytníci. V každé skupině rozebírám načasování reprodukce u jednotlivých druhů savců a srovnávám je mezi sebou navzájem.

3.1. Drobní savci

U drobných savců je největší zastoupení studií na hibernantech, v omezené míře na ostatních drobných savcích. Důvodem může být zvýšený zájem o studium hibernace.

3.1.1. Studie drobných savců

Obrovské rozdíly v načasování reprodukce ukazují populace hlodavců v sezónním prostředí, hlavně s víceletými fluktuacemi v populační hustotě (Ergon 2007; Ergon et al. 2011). Mezi takové hlodavce patří hraboš mokřadní (*Microtus agrestis*), u kterého se reprodukce na jaře zpožďuje o několik týdnů, pokud během předchozího jara došlo ke zvýšení populační hustoty. Důvodem zpoždění je zřejmě nedostatek potravy na přelomu zimy a jara (Ergon 2003 in Ergon 2007).

Hibernanti čelí omezení v podobě krátkého období aktivity, kdy se musí stihnout rozmnožit, vychovat mláďata a nashromáždit dostatek zásob potravy, nebo podkožního tuku před hibernací. U větších hibernantů (jako je například svišť) je reprodukce omezená pouze na jeden vrh za rok, protože mláďata potřebují několik měsíců na růst a přípravu na hibernaci (Hackländer & Arnold 1999). Hibernace je

adaptace na nepříznivé období s nedostatkem potravy a nízkou teplotou, kdy nedochází k reprodukci (Lyman et al. 1982 in Fietz et al. 2005).

Bieber et al. (2012) zkoumali načasování reprodukce u nejmenšího hibernanta, plšika lískového (*Muscardinus avellanarius*). Adaptace k využití energeticky bohatých semen je u něho mnohem méně výrazná než u plcha velkého (*Glis glis*). Plšík investuje do reprodukce již na začátku roku a může mít i dva vrhy za rok. Tím se podstatně odlišuje od ostatních hibernantů. Schopnost investovat do reprodukce na začátku období aktivity mají pouze samice s dobrou tělesnou kondicí (tj. podstatně vyšší tělesnou hmotností), většina samic se rozmnožuje později. Ve své studii pozorovali dva vrcholy v načasování reprodukce, v červnu a na přelomu srpna a září. Období o délce 5 měsíců (duben až září) umožňuje časně narozeným mláďatům reprodukci ještě v témže roce. Časně narozené samice dospívaly ve věku 2–3 měsíců, zatímco pozdě narozené samice vstupovaly do reprodukce až v dalším roce ve věku 9–10 měsíců. Výsledky studie ukázaly, že mnohem vyšší šance přežívání a pravděpodobnost reprodukce mají časně narozené samice, pro které platí i mnohem vyšší celoživotní reprodukční úspěch než pro pozdě narozené samice.

Millesi et al. (1999b) se zabývali reprodukční strategií u sysla obecného (*Spermophilus citellus*). Samice se páří v dvoutýdenním intervalu se začátkem po ukončení hibernace. U tohoto druhu je načasování reprodukce a reprodukční úspěch ovlivněn tělesnou kondicí samice. Po probuzení z hibernace se ihned páří pouze samice s vyšší tělesnou hmotností. Časně narozené vrhy jsou větší než ty pozdější, a převažují v nich samci. Z větší velikosti vrhu souvisí delší období laktace. Nevýhodou delší laktace je kratší čas pro nabrání tělesného tuku, proto je hmotnost samic před hibernací nižší. Předchozí studie Millesi et al. (1999a) zjistila, že samice mají dva měsíce pro nabrání tělesného tuku před hibernací. Od většiny druhů rodu *Spermophilus* se tento druh odlišuje dřívějším vstupem samic do hibernace, dokonce ještě před samci. Samice hibernují delší období s podstatně větší ztrátou váhy než samci. Jednoleté samice jsou, na rozdíl od starších samic, po probuzení z hibernace hmotnostně výrazně lehčí. To vysvětluje i opožděné načasování reprodukce u jednoletých samic a jejich menší vrhy.

Dřívější nástup hibernace u samic je také charakteristický pro sysla Parryového (*Spermophilus parryii*). Od ostatních druhů hibernantů se odlišuje životem v extrémních arktických podmínkách, extrémní délkou hibernace (podobné té u plcha velkého) a velice krátkou vegetační sezónou. Na začátku období aktivity, tj. v dubnu, čelí nepříznivým podmínkám prostředí ve formě stále přítomné sněhové pokrývky. Reprodukční aktivita samců může záviset na tělesné kondici a zásobě potravy ve skrýších. Z celé populace se jako poslední probouzejí reprodukčně neaktivní samci, kteří nedokázali nashromáždit dostatečné zásoby potravy v předchozím roce. Zásoby potravy jsou klíčovou složkou potravy na jaře, kdy ještě není dostatek čerstvých zdrojů. Na samce je na začátku sezóny vyvíjen větší tlak, protože musí investovat do produkce spermií. Na rozdíl od samců, samice mají jen 4 měsíce období aktivity a hibernují 69 % roku. Podstatně dříve ukončují hibernaci samice v lepší tělesné kondici, které se následně páří v 10–ti denním intervalu (Buck & Barnes 1999).

Svišť horský (*Marmota marmota*) se po ukončení hibernace v dubnu páří v intervalu dvou týdnů. Na reprodukci samic má vliv tělesná kondice a sociální postavení. Pouze samice s dostatečnou tělesnou hmotností se můžou rozmnožovat, ostatní samice reprodukci vynechávají. Důvodem jsou chybějící zdroje potravy na začátku aktivní sezóny. Energetické náklady na reprodukci musí být spláceny ze zbytkového tělesného tuku po hibernaci. Tělesná kondice podstatně ovlivňuje reprodukční úspěch, neboli samice s lepší tělesnou kondicí má vyšší reprodukční úspěch. Sociální skupina svišťů se skládá z dominantního páru a podřízených samic, které se nerozmnožují ani při zvýšené tělesné hmotnosti. Dominantní samice mají schopnost přerušit reprodukci (tj. vyvolání potratu, nebo vstřebávání embryí), pokud dojde ke změně teritoriálního samce během gravidity. Jedná se o nepřímou infanticidu. Samice tímto způsobem zvyšují budoucí reprodukční úspěch nových teritoriálních samců, a patrně tak předcházejí zbytečným ztrátám na mláďatech. Po ukončení gravidity neprodělávají druhou ovulaci a s novým samcem se páří až následující rok. Tak zvyšují tělesnou hmotnost až do období hibernace a na jaře se probouzejí s dostatečnou hmotností (Hackländer & Arnold 1999).

Nástup reprodukce u sviště žlutobřichého (*Marmota flaviventris*) má vliv na přežívání mláďat přes zimu. Samice časující porod mláďat později v sezóně, následně odstavují hmotnostně lehčí mláďata než samice rodící začátkem sezóny. Hmotnost potomků při odstavení pozitivně koreluje s hmotností samice, ale platí to pouze pro dříve narozená mláďata. Opožděně narozená mláďata nemají schopnost rychlejšího růstu, z tohoto důvodu ukončují sezónu s nižší tělesnou hmotností a menší pravděpodobností přežití přes období hibernace. Ale později narození potomci starších samic mají vyšší pravděpodobnost přežití přes období zimy než potomci mladších samic. Samice obou věkových skupin během celé sezóny alokují více zdrojů do samců. I přesto je šance na přežití pro obě pohlaví stejná (Monclús et al. 2014).

U čikarí červeného (*Tamiasciurus hudsonicus*) má změna klimatu podstatný účinek na načasování reprodukce. Předpokládá se, že je nejzávažnější v severních oblastech. Ve studii Réale et al. (2003) zjistily, že načasování reprodukce bylo urychleno o 18 dní za posledních 10 let. Populace čikarí v těchto letech čelila zvyšujícím se teplotám a množství potravy během jara. Pro samice během gravidity a laktace jsou důležitým zdrojem potravy nashromážděné smrkové šišky z podzimu předchozího roku. Dřívější načasování reprodukce, jako odpověď na rychle se měnící prostředí, je výsledkem fenotypových změn v rámci generace (tj. plastická odpověď na zvýšené množství potravy) a genetických změn mezi generacemi (tj. mikroevoluční odpověď na silnou selekci upřednostňující dříve se rozmnožující jedince). Mezi krátkodobé odpovědi na změny prostředí patří fenotypová odpověď a mezi dlouhodobé odpovědi zařazujeme genetickou selekci (Ergon 2007).

Australští vačnatci rodu *Antechinus* mají jedno krátké období páření každý rok, které končí náhlou smrtí všech samců. Samice se vyznačují synchronní ovulací a přežívají více než jedno období reprodukce (Calaby & Taylor 1981). Různé druhy rodu *Antechinus* jsou charakteristické svou ovulační odpovědí na fotoperiodu, která může oddělovat načasování reprodukce u sympatrických druhů i o několik týdnů. Jiné sympatrické druhy se mohou odlišovat svou velikostí těla, kdy se větší druh páří dříve než menší. Načasování reprodukce je variabilní také meziročně u každého druhu a v jeho lokalitě. Na základě signálů fotoperiody samice rodí mláďata

do období s maximálním výskytem bezobratlých, čím se splní energetické nároky laktujících samic (McAllan et al. 2006).

3.1.2. Problematika načasování reprodukce u plcha velkého

Na základě studií, zabývajících se nástupem reprodukce u hibernantů má plch velký výrazně pozdější načasování reprodukce (Bieber & Ruf 2004). Tento arboreální druh s noční aktivitou má období aktivity přibližně od května do října (Bieber 1998). Z hibernace se probouzejí samice později než samci (Bieber 1998; Bieber & Ruf 2004; Fietz et al. 2005). To je zaznamenáno i u jiných hibernantů (Bieber et al. 2012; Millesi et al. 1999b; Buck & Barnes 1999). Samci se probouzejí dříve kvůli přístupu k samicím (tj. teritoriální chování). A potřebují určitou dobu na sestoupení varlat ještě před probouzením samic (Bieber 1998). Po probuzení se samice ihned páří (Kager & Fietz 2009) a po měsíci rodí mláďata (Bieber & Ruf 2004).

Míra reprodukce u plcha silně koreluje s produkcí semen některých stromů (buků a dubů) (Fietz et al. 2005; Lebl et al. 2010). Většina plchů se rozmnožuje v semenných letech (maximální dostupnost semen stromů). Část populace se rozmnožuje v přechodných semenných letech (snížená produkce semen stromů) a celá populace vynechává reprodukci v nesemenných letech (chybí semena) (Lebl et al. 2011b). Plch je tak vysoce adaptovaný na kolísání v dostupnosti potravy (Lebl et al. 2010; Hoelzl et al. 2015; Ruf et al. 2006) způsobené produkcí semen v nepravidelných intervalech. Fluktuace v plodování dřevin jsou vysvětlovány jako antipredační adaptace stromů, kdy v semenných letech stromy „zasycují“ zvířata nadměrnou produkcí semen a v ostatních letech „nechávají“ zvířata hladovět“ nedostatečným množstvím semen (Silvertown 1980).

Někteří autoři předpokládají, že plši mohou předvídat po probuzení z hibernace budoucí dostupnost zdrojů potravy, a na základě toho se na jaře rozhodnout, zda investují v daném roce do reprodukce. Toto rozhodnutí je učiněno ještě před dozráním semen (Bieber & Ruf 2004; Lebl et al. 2010). Ze studií je ale stále nejasné, který faktor ovlivňuje rozhodnutí plcha velkého pro vstup do reprodukce. Bieber (1998) předpokládala, že pohlavní aktivita je přizpůsobena

přítomnosti, či nepřítomnosti květů a nezralých semen buků a dubů na jaře, co v experimentální studii podpořila i Lebl et al. (2010). Podle další hypotézy koreluje reprodukce plchů s koncentrací pylu buků (Bieber & Ruf 2004). Avšak řada ekologických faktorů (například počasí) může po odkvetení zapříčinit snížení produkce semen.

Pokud plch vstoupí daný rok do reprodukce, vrh časuje až na konec svého aktivního období (tj. srpen) i přesto, že obývá oblasti mírného podnebného pásma s mírnými klimatickými podmínkami (Bieber & Ruf 2004). U tohoto druhu je porod mláďat časován přesně do období s maximální dostupností potravy (Lebl et al. 2010). Opožděné časování reprodukce vysvětlují ve své studii Bieber & Ruf (2004) jako specializaci na semena stromů, zejména bukovic, které dosahují nejvyššího obsahu tuku (tj. energie) až ke konci vegetační sezóny (tj. na počátku srpna). Bukvice jsou tak vynikajícím zdrojem potravy nejen pro laktující samice, ale i pro odstavená mláďata. Plch přednostně konzumuje bukvice, ale mezi jeho potravu patří i jiná semena, listy a ovoce (Fietz et al. 2005).

Po roce nadměrné produkce semen pravidelně následuje rok, kdy stromy neinvestují do reprodukce (semena chybějí) (Bieber & Ruf 2004), nebo je jejich produkce snížena (Fietz et al. 2005; Lebl et al. 2011b). Pokud semena stromů (hlavně buků) chybí, celá populace reprodukci vynechá (Ruf et al. 2006; Lebl et al. 2010; Hoelzl et al. 2015). Reprodukce je přeskočena, i pokud se samci po probuzení z hibernace v nesemenném roce nacházejí v dobré tělesné kondici (Bieber 1998). Hoelzl et al. (2015) uvádí dva způsoby, jak plch tráví nereprodukční období: buď prodlouží hibernaci (až po dobu 11 měsíců), nebo zvyšuje svou tělesnou hmotnost po celé období aktivity až do další hibernace. Tím se zvýší pravděpodobnost přežití do dalšího roku a maximalizuje se celoživotní reprodukční úspěch (Bieber & Ruf 2004). Takové chování zabraňuje narození mláďat do podmínek se sníženou šancí na jejich uživení (Fietz et al. 2005). Tento trade-off mezi přežitím a reprodukcí je pozorovatelný jak u samic, tak samců. Pravděpodobnost přežití byla mnohem nižší po reprodukčním období, než po období bez reprodukce (Ruf et al. 2006).

U tohoto druhu tedy není nástup reprodukční aktivity ovlivněn tělesnou kondicí, nebo tělesnou hmotností na jaře (Lebl et al. 2010; Fietz et al. 2005),

na rozdíl od jiných hibernantů (Millesi et al. 1999b; Hackländer & Arnold 1999; Huber et al. 1999; Bieber et al. 2012). Ale Kager & Fietz (2009) zjistili, že tělesná kondice má pozitivní vliv na velikost vrhu u reprodukčně aktivních samic. Velikost vrhu se přitom mění i v závislosti na věku samic. Jednoleté samice, které ještě nejsou úplně dorostlé, mají oproti starším samicím menší vrhy (Ruf et al. 2006).

Upřednostňování tvorby tukových zásob před reprodukcí zvyšuje pravděpodobnost přežití přes zimu. To může být adaptivní strategií, která je výhodná u relativně dlouhožijících druhů, mezi které patří i plch velký (Bieber 1998), který dosahuje na tak malého savce neobvykle vysoké délky života. Očekávaná délka života samic se mezi evropskými populacemi liší v rozmezí od 2,4 let v Německu do 5,6 let v severní Itálii (Lebl et al. 2011a). Vyšší průměrný věk v Itálii je způsobený nízkou frekvencí semenných let. Někteří jedinci dosahují až extrémně vysoké délky života – 9 až 12 let (Pilastro et al. 2003).

3.1.3. Závěr

Načasování reprodukce u drobných savců ovlivňuje společný faktor, tělesná kondice. Ve většině případů dobrá tělesná kondice umožňuje vstup samic do reprodukce a zvyšuje její úspěšnost. Výjimkou je plch velký, u kterého tělesná kondice není jeden z určujících faktorů načasování reprodukce. Během jarního období je schopen nějakým neznámým způsobem zjistit dostupnost zdrojů potravy na podzim a na základě toho do reprodukce vstoupí, nebo ne.

Společným znakem hibernujících savců je rozmnožování ihned po ukončení hibernace a u většiny druhů jeden vrh za rok. Nepříznivé podmínky s nedostatkem potravy po probuzení z hibernace omezují samice ve špatné tělesné kondici, které následně opoždí páření.

Dalšími určujícími faktory pro načasování reprodukce jsou dostupnost potravy, věk, nebo sociální postavení.

Při nedostatečné tělesné hmotnosti, nebo za nedostatku zdrojů potravy mohou některé druhy reprodukci vynechat a rozmnožovat se za příznivějších podmínek následující rok.

3.2. Šelmy

Úspěšnost reprodukce u šelem je zpětně zjistitelná z počtu odstavených mláďat. Velikosti vrhů se mohou lišit mezi samicemi žijícími v sociálních skupinách (English et al. 2014) a osamoceně (Gaillard et al. 2014).

Příkladem kooperativní skupiny jsou surikaty (*Suricata suricatta*), u kterých se většinou jako jediní rozmnožuje dominantní pár. Ostatní členové skupiny pomáhají vychovávat mláďata dominantní samici. Pokud podřízená samice porodí mláďata, hmotnostně jsou podobná mláďatům dominantní samice, ale rostou pomaleji. U starších samic jsou mláďata lehčí než mláďata mladších samic. I přesto se tato mláďata v dospělosti mezi sebou hmotnostně neliší. U samic surikat je pozorovatelný trade-off mezi velikostí a počtem mláďat, kdy samice s většími vrhy rodily mláďata s nižší váhou (English et al. 2014).

Velikostí vrhů rysa ostrovida (*Lynx lynx*) se zabývali Gaillard et al. (2013). Samice byly klasifikovány do tří reprodukčních kategorií: prvorodičky ve věku dvou let, prvorodičky ve věku tří let a vícerodičky. Věk byl zjištěn při odchytu zvířat (mláďat, nebo jednoletých), nebo zpětně po smrti jedinců (podle zubního profilu). Samice rodí 1 až 4 mláďata v průběhu května a začátkem června. Ve studii určily nejčastější velikost vrhu ve všech zkoumaných populacích rysů, a to 2 mláďata. Velikost vrhu nesouvisela s tělesnou hmotností samic a ani s věkem (prvorodiček a vícerodiček). V případech větší nebo menší velikosti vrhu jako 2 mláďata byl fitness samic snížený. Pokud mají samice jednoho potomka, tak je jejich genový přínos do další generace nižší. Pokud mají více potomků než dva, tak se snižuje šance na přežití všech mláďat. Zdá se tedy, že velikost vrhu je limitována schopností samic neúspěšněji odstavit právě 2 potomky.

3.2.1. Závěr

U této skupiny jsem se zaměřila na velikosti vrhů, které určují úspěšnost reprodukce. Reprodukční úspěch samice v sociální skupině ovlivňuje sociální postavení a věk samice. U samostatně žijícího rysa je klíčová schopnost uživit potomky.

3.3. Primáti

U primátů čelících náročným podmínkám, kdy dochází ke střídání období sucha a dešťů, mohou negativně ovlivňovat reprodukci dva faktory. Samice ve špatné tělesné kondici (nižší tělesná hmotnost) nemusí vstoupit během období páření do reprodukce, nebo samice ve špatné tělesné kondici nemusí úspěšně zvládnout náročnost období gravidity a laktace (Lewis & Kappeler 2005). První případ platí pro paviána anubi (*Papio anubi*), u kterého ovlivňuje načasování reprodukce minimální tělesná hmotnost (Bercovitch 1987). Druhý z těchto faktorů je pozorovatelný u kosmana bělovousého (*Callithrix jacchus*). Menší samice nezvládá náročnější větší vrh a v důsledku toho je u nich větší pravděpodobnost onemocnění, nebo dokonce neplodnosti (Tardif et al. 2001).

Na Madagaskaru jsou vysoce sezónní změny v dostupnosti potravy. Sifaka malý (*Propithecus verreauxi verreauxi*), živící se zejména listy, se dokázal takovým extrémním podmínkám přizpůsobit. Samice využívají reprodukční strategii, kdy načasování jednotlivých fází reprodukce souvisí s kolísáním dostupnosti potravy. Reprodukční cyklus samice v rozmezí jednoho roku začíná během období dešťů. V období páření je dostupnost potravy na vrcholu a postupně klesá. Tato potrava je velmi kvalitní a obsahuje například ovoce a mladé listy, tudíž je vhodná na výživu plodu. Mláďata se rodí většinou uprostřed období sucha, kdy je potrava méně dostupná. První polovina laktace probíhá ještě v období sucha. Naopak druhá polovina, energeticky nejnáročnější období, začíná v období zvyšující se dostupnosti potravy. K odstavení mláďat, tj. ukončení laktace, dochází během následujícího období dešťů, které je bohaté na zdroje potravy. Pokud má samice větší tělesnou hmotnost v průběhu období páření, tak s největší pravděpodobností porodí a úspěšně odstaví mládě. Z tohoto důvodu je udržení co nejlepší tělesné kondice během období sucha rozhodujícím faktorem pro reprodukční úspěch samice (Lewis & Kappeler 2005).

3.3.1. Závěr

U primátů je načasování reprodukce ovlivněno dostupností potravy a tělesnou kondicí samice. Sifaka svým reprodukčním cyklem následuje fluktuační v dostupnosti zdrojů potravy. Při lepší tělesné kondici se zvyšuje šance úspěšnosti reprodukce.

3.4. Kopytníci

Mnoho studií se zabývá načasováním reprodukce u kopytníků. Zejména jsou vypracované studie na jelence (Haskell et al. 2008; Bowyer 1991), jelena (Moyes et al. 2009; Scott et al. 2008; Langvatn et al. 2004) a losa (Garel et al. 2009; Bowyer et al. 1998). Načasování reprodukce můžeme zpětně určit pomocí termínu porodu mláďat (Haskell et al. 2008). Dřívější období páření a porodu vyvolává například kvalitnější potrava (Robinette et al. 1973), nebo věk samice, kdy má starší samice tendenci ovulovat dříve než mladší (Langvatn et al. 2004). Následná velikost vrhu je přesně určitelná například z lovené zvěře. Ulovené samice prasete divokého (*Sus scrofa*) se prohlédnou na přítomnost plodů, na kterých se následně provádí měření. Stáří jednotlivých samic se zjišťuje pomocí prořezání zubů (Gamelon et al. 2013).

U sympatricky se vyskytujícího jelence ušatého (*Odocoileus hemionus eremicus*) a jelence běloocasého (*Odocoileus virginianus tetanus*) se liší vrcholy v období páření a termíny porodů asi o jeden měsíc. U jelence ušatého je období páření v rozmezí 45 dní a u jelence běloocasého v rozmezí 31 dní. Na krátkou dobu tedy dochází k jejich překryvu a může docházet k hybridizaci. Jednoměsíční rozdíl je způsoben fylogenetickým omezením, a ne kvůli zabránění hybridizace, která je pouze výsledkem náhody (Haskell et al. 2008). Jelenec ušatý byl určitou dobu vyhubeným druhem v areálu výzkumu, teprve před 25 lety znovu osídlil danou oblast (Schmidly 2004 in Haskell et al. 2008). Faktory ovlivňující datum porodů jsou věk a tělesná hmotnost samic; množství dešťových srážek před a během období říje; a lokalita výskytu s rozdílnou intenzitou spasené potravy. Všechny tyto faktory ovlivňují termín porodů současně. Z tohoto důvodu docházelo k dřívějším porodům u samic jelence běloocasého; u těžších a starších samic; díky intenzivnějším dešťovým srážkám před a během období říje; a v areálech s dostupnějšími zdroji potravy (Haskell et al. 2008).

Samice prasete divokého při reprodukci využívají taktiku „coin flipping“. Touto taktikou maximalizují dlouhodobý průměrný reprodukční úspěch na základě fenotypové diverzifikace potomstva v daném reprodukčním období. U savců a ptáků není běžná. Pouze starší samice prasete využívají tuto taktiku. Samice mladší

než 1 rok rodí velikostně podobné potomky nezávisle na dostupnosti potravy. Reprodukce u mláďat může být odpovědí na vysoký odlov této lovné zvěře. Mladé samice alokují energii do reprodukce a do růstu, což by mohlo vysvětlovat, proč nevyžívají taktiku „coin flipping“. Starší samice přizpůsobují relativní alokaci do vrhu na základě dostupnosti lesních plodů. V letech nedostatku zdrojů potravy starší samice alokují energii rovnoměrně do všech potomků. V letech zvýšeného množství potravy se rodí vysoce fenotypově diverzifikované potomstvo v rámci vrhu, neboli je viditelný rozdíl v hmotnosti mezi potomky v rámci jednoho vrhu. Tímto způsobem se minimalizuje sourozenecké soupeření, protože samice vyrovnávají rozdílnou hmotnost jejich potomků rozdílnou produkcí mléka mezi struky. Větší mláďata vyžadují vyšší příjem energie (větší struky), naopak menší mláďata nižší (menší struky). Zvyšují se tak šance na úspěšné odstavení většího počtu potomků (Gamelon et al. 2013).

3.4.1. Závěr

Společným faktorem ovlivňující načasování reprodukce u kopytníků je věk samice. Autory je uváděno, že starší samice se rozmnožují dříve než mladší. Dále na načasování reprodukce může působit tělesná kondice, klimatické podmínky, kvalita a dostupnost potravy. S načasováním reprodukce souvisí také velikosti vrhů, které popisují u vybraného jedince. Prase divoké patří mezi druhy, které využívají reprodukční taktiku „coin flipping“, která jim umožňuje zvýšit úspěšnost reprodukce v jednotlivých reprodukčních obdobích na základě dostupnosti potravy.

4. Závěr

Načasování reprodukce u savců je často probíraným tématem, kterému se autoři věnují už delší dobu. Studie zaměřující se na drobné savce zkoumají zejména hibernující druhy. Větší část studií se věnuje načasování reprodukce u kopytníků. V práci probírám hlavně studie na hibernanty, ostatním skupinám savců se věnuji pouze okrajově. U některých skupin se zabývám souvisejícími velikostmi vrhů.

Některé klíčové faktory jsou shodné pro více skupin savců zároveň. Často uváděným faktorem, který ovlivňuje načasování reprodukce je věk samice. Tato skutečnost je známa již delší dobu a autoři ji ve svých pracích nezapomínají brát v úvahu. Mladší samice časují reprodukci později než starší samice. Mladší samice je v mnoha studiích uváděna jako tělesně nevypělý jedinec, ale již pohlavně dospělý. U mladších samic se to většinou projevuje menší velikostí vrhů a nižší hmotností mláďat.

Dalším důležitým faktorem je tělesná kondice. Mnohými autory uváděna jako jeden z hlavních faktorů pro rozhodnutí o vstupu do reprodukce. Samice v dobré tělesné kondici časuje reprodukci dříve, než samice ve špatné tělesné kondici. Špatná tělesná kondice snižuje šanci na úspěšnou reprodukci a přežití přes nepříznivé sezónní podmínky s nedostatečným množstvím zdrojů potravy.

Přesné načasování reprodukce uvádějí autoři jako nejdůležitější proces pro úspěšné přežití dospělých samic a jejich mláďat. Autoři také zkoumají velikost vrhů, a zohledňují ji při načasování reprodukce. Velikost vrhů je ovlivněna podobnými faktory souvisejícími s načasováním reprodukce, zejména věkem a tělesnou kondicí samice. Závisí také na podmínkách prostředí s rozdílným množstvím zdrojů potravy během roku.

Na načasování reprodukce se podílí mnoho dalších faktorů, které uvádím ve své práci u vybraných druhů savců, například sociální postavení u svišťů.

Speciální pozornost věnuji plchovi velkému, u kterého výjimečně neovlivňuje načasování reprodukce tělesná kondice, ale dostupnost potravy. Při nedostatečném množství potravy dochází k přeskočení reprodukce. Vynechání reprodukce je zaznamenáno také u jiných druhů.

5. Literatura

Bell, G. (1980) The costs of reproduction and their consequences. *The American Naturalist*, 116(1): 45–76.

Bercovith, F. B. (1987) Female weight and reproductive condition in a population of olive baboons (*Papio anubis*). *American Journal of Primatology*, 12(2): 189–195.

Bieber, C. (1998) Population dynamics, sexual activity, and reproduction failure in the fat dormouse (*Myoxus glis*). *Journal of Zoology*, 244: 223–229.

Bieber, C., Juškaitis, R., Turbill, C. & Ruf, T. (2012) High survival during hibernation affects onset and timing of reproduction. *Oecologia*, 169(1): 155–166.

Bieber, C. & Ruf, T. (2004) Seasonal timing of reproduction and hibernation in the edible dormouse (*Glis glis*). *Life in the Cold*, 27: 113–125.

Bowyer, R. T. (1991) Timing of parturition and lactation in southern mule deer. *Journal of Mammalogy*, 72(1): 138–145.

Bowyer, R. T., Van Ballenberghe, V. & Kie, J. G. (1998) Timing and synchrony of parturition in Alaskan moose: Long-term versus proximal effects of climate. *Journal of Mammalogy*, 79(4): 1332–1344.

Bradley, R. J. & Safran, R. J. (2014) Conceptual revision and synthesis of proximate factors associated with age-related improvement in reproduction. *Ethology*, 120(5): 411–426.

Broussard, D. R., Robertson, J. L., Evans II, T. J., Faucher, G. K., Semanik, M. G. & Heideman, P. D. (2009) Age-related decline in reproductive sensitivity to inhibition by short photoperiod in *Peromyscus leucopus*. *Journal of Mammalogy*, 90(1): 30–39.

- Buck, C. L. & Barnes, B. M. (1999) Annual cycle of body composition and hibernation in free-living arctic ground squirrels. *Journal of Mammalogy*, 80(2): 430–442.
- Calaby, J. H. & Taylor, J. M. (1981) Reproduction in two marsupial-mice, *Antechinus bellus* and *A. bilarni* (*Dasyuridae*), of tropical Australia. *Journal of Mammalogy*, 62(2): 329–341.
- Clutton-Brock, T. H., Stevenson, I. R., Marrow, P., MacColl, A. D., Houston, A. D. & McNamara, J. M. (1996) Population fluctuations, reproductive costs and life-history tactics in female Soay sheep. *Journal of Animal Ecology*, 65(6): 675–689.
- English, S., Bateman, A. W., Mares, R., Ozgul, A. & Clutton-Brock, T. H. (2014) Maternal, social and abiotic environmental effects on growth vary across life stages in a cooperative mammal. *Journal of Animal Ecology*, 83(2): 332–342.
- Ergon, T. (2007) Optimal onset of seasonal reproduction in stochastic environments: When should overwintering small rodents start breeding? *Ecoscience*, 14(3): 330–346.
- Ergon, T., Ergon, R., Begon, M., Telfer, S. & Lambin, X. (2011) Delayed density-dependent onset of spring reproduction in a fluctuating population of field voles. *Oikos*, 120(6): 934–940.
- Fairbairn, D. J. (1977) Why breed early? A study of reproductive tactics in *Peromyscus*. *Canadian Journal of Zoology*, 55(5): 862–871.
- Fietz, J., Pflug, M., Schlund, W. & Tataruch, F. (2005) Influences of the feeding ecology on body mass and possible implications for reproduction in the edible dormouse (*Glis glis*). *Journal of Comparative Physiology B: Biochemical, Systemic, and Environmental Physiology*, 175(1): 45–55.

Gaillard, J. M., Nilsen, E. B., Odden, J., Andrén, H. & Linnell, J. D. C. (2014) One size fits all: Eurasian lynx females share a common optimal litter size. *Journal of Animal Ecology*, 83(1): 107–115.

Gamelon, M., Douhard, M., Baubet, E., Gimenez, O., Brandt, S. & Gaillard, J. M. (2013) Fluctuating food resources influence developmental plasticity in wild boar. *Biology Letters*, 9(5): 1–4.

Garel, M., Solberg, E. J., Saether, B. E., Grotan, V., Tufto, J. & Heim, M. (2009) Age, size, and spatiotemporal variation in ovulation patterns of seasonal breeder, the Norwegian moose (*Alces alces*). *The American Naturalist*, 173(1): 89–104.

Hackländer, K. & Arnold, W. (1999) Male-caused failure of female reproduction and its adaptive value in alpine marmots (*Marmota marmota*). *Behavioral Ecology*, 10(5): 592–597.

Haskell, S. P., Ballard, W. B., Butler, D. A., Wallace, M. C., Stephenson, T. R., Alcumbrac, O. J. & Humphrey, M. H. (2008) Factors affecting birth dates of sympatric deer in west-central Texas. *Journal of Mammalogy*, 89(2): 448–458.

Hoelzl, F., Bieber, C., Cornils, J. S., Gerritsmann, H., Stalder, G. L., Walzer, C. & Ruf, T. (2015) How to spend the summer? Free-living dormice (*Glis glis*) can hibernate for 11 months in non-reproductive years. *Journal of Comparative Physiology B*.

Huber, S., Millesi, E., Walzl, M., Dittami, J. & Arnold, W. (1999) Reproductive effort and costs of reproduction in female European ground squirrels. *Oecologia*, 121(1): 19–24.

Jönsson, K. I. (1997) Capital and income breeding as alternative tactics of resource use in reproduction. *Oikos*, 78(1): 57–66.

Kager, T. & Fietz, J. (2009) Food availability in spring influence reproductive output in the seed-preying edible dormouse (*Glis glis*). *Canadian Journal of Zoology*, 87(7): 555–565.

Langvatn, R., Mysterud, A., Stenseth, N. C. & Yoccoz, N. G. (2004) Timing and synchrony of ovulation in red deer constrained by short northern summers. *The American Naturalist*, 163(5): 763–772.

Lebl, K., Kürbisch, K., Bieber, C. & Ruf, T. (2010) Energy or information? The role of seed availability for reproductive decisions in edible dormice. *Journal of Comparative Physiology B: Biochemical, Systemic, and Environmental Physiology*, 180(3): 447–456.

Lebl, K., Bieber, C., Adamík, P., Fietz, J., Morris, P., Pilastro, A. & Ruf, T. (2011a) Survival rates in a small hibernator, the edible dormouse: a comparison across Europe. *Ecography*, 34(4): 683–692.

Lebl, K., Rotter, B., Kürbisch, K., Bieber, C. & Ruf, T. (2011b) Local environmental factors affect reproductive investment in female edible dormice. *Journal of Mammalogy*, 92(5): 926–933.

Lewis, R. J. & Kappeler, P. M. (2005) Seasonality, body condition, and timing of reproduction in *Propithecus verreauxi verreauxi* in the Kirindy Forest. *American Journal of Primatology*, 67(3): 347–364.

McAllan, B. M. & Dickman, C. R. (1986) The role of photoperiod in the timing of reproduction in the dasyurid marsupial *Antechinus stuartii*. *Oecologia*, 68(2): 259–264.

McAllan, B. M., Dickman, C. R. & Crowther, M. S. (2006) Photoperiod as a reproductive cue in the marsupial genus *Antechinus*: ecological and evolutionary consequences. *Biological Journal of the Linnean Society*, 87(3): 365–379.

- Millar, J. S. (1977) Adaptive features of mammalian reproduction. *Evolution*, 31(2): 370–386.
- Millesi, E., Huber, S., Everts, L. G. & Dittami, J. P. (1999b) Reproductive decisions in female European ground squirrels: Factors affecting reproductive output and maternal investment. *Ethology*, 105(2): 163–175.
- Millesi, E., Strijkstra, A. M., Hoffmann, I. E., Dittami, J. P. & Daan, S. (1999a) Sex and age differences in mass, morphology, and annual cycle in European ground squirrels, *Spermophilus citellus*. *Journal of Mammalogy*, 80(1): 218–231.
- Monclús, R., Pang, B. & Blumstein, D. T. (2014) Yellow-bellied marmots do not compensate for a late start: the role of maternal allocation in shaping life-history trajectories. *Evolutionary Ecology*, 28(4): 721–733.
- Moyes, K., Morgan, B. J. T., Morris, A., Morris, S. J., Clutton-Brock, T. H. & Coulson, T. (2009) Exploring individual quality in a wild populations of red deer. *Journal of Animal Ecology*, 78(2): 406–413.
- Pilastro, A., Tavecchia, G. & Marin, G. (2003) Long living and reproduction skipping in the fat dormouse. *Ecology*, 84(7): 1784–1792.
- Réale, D., McAdam, A. G., Boutin, S. & Berteaux, D. (2003) Genetic and plastic responses of a northern mammal to climate change. *Proceedings of the Royal Society / Biological Sciences*, 270: 591–596.
- Rieger, J. F. (1996) Body size, litter size, timing of reproduction, and juvenile survival in the Uinta ground squirrel, *Spermophilus armatus*. *Oecologia*, 107(4): 463–468.
- Robinette, W. L., Baer, C. H., Pillmore, R. E. & Knittle, C. E. (1973) Effects of nutritional change on captive mule deer. *The Journal of Wildlife Management*, 37(3): 312–326.

Ruf, T., Fietz, J., Schlund, W. & Bieber, C. (2006) High survival in poor years: Life history tactics adapted to mast in the edible dormouse. *Ecology*, 87(2): 372–381.

Scott, I. C., Asher, G. W., Archer, J. A. & Littlejohn, R. P. (2008) The effect of conception date on gestation length of red deer (*Cervus elaphus*). *Animal Reproduction Science*, 109: 206–217.

Silvertown, J. W. (1980) The evolutionary ecology of mast seeding in trees. *Biological Journal of the Linnean Society*, 14(2): 235–250.

Stearns, S. C. (1992) The evolution of life histories. *Oxford University Press*, Oxford.

Tardif, S. D., Power, M., Oftedal, O. T., Power, R. A. & Layne, D. G. (2001) Lactation, maternal behavior and infant growth in common marmoset monkeys (*Callithrix jacchus*): effect of maternal size and litter size. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 51(1): 17–25.

Tkadlec, E. (2013) Populační ekologie: Struktura, růst a dynamika populací. *Olomouc: Univerzita Palackého v Olomouci*.

Varpe, O., Jorgenson, C., Tarling, G. A. & Fiksen, O. (2007) Early is better: seasonal egg fitness and timing of reproduction in a zooplankton life-history model. *Oikos*, 116(8): 1331–1342.

Verhulst, S. & Nilsson, J. A. (2008) The timing of birds' breeding season: a review of experiment that manipulated timing of breeding. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 363: 399–410.